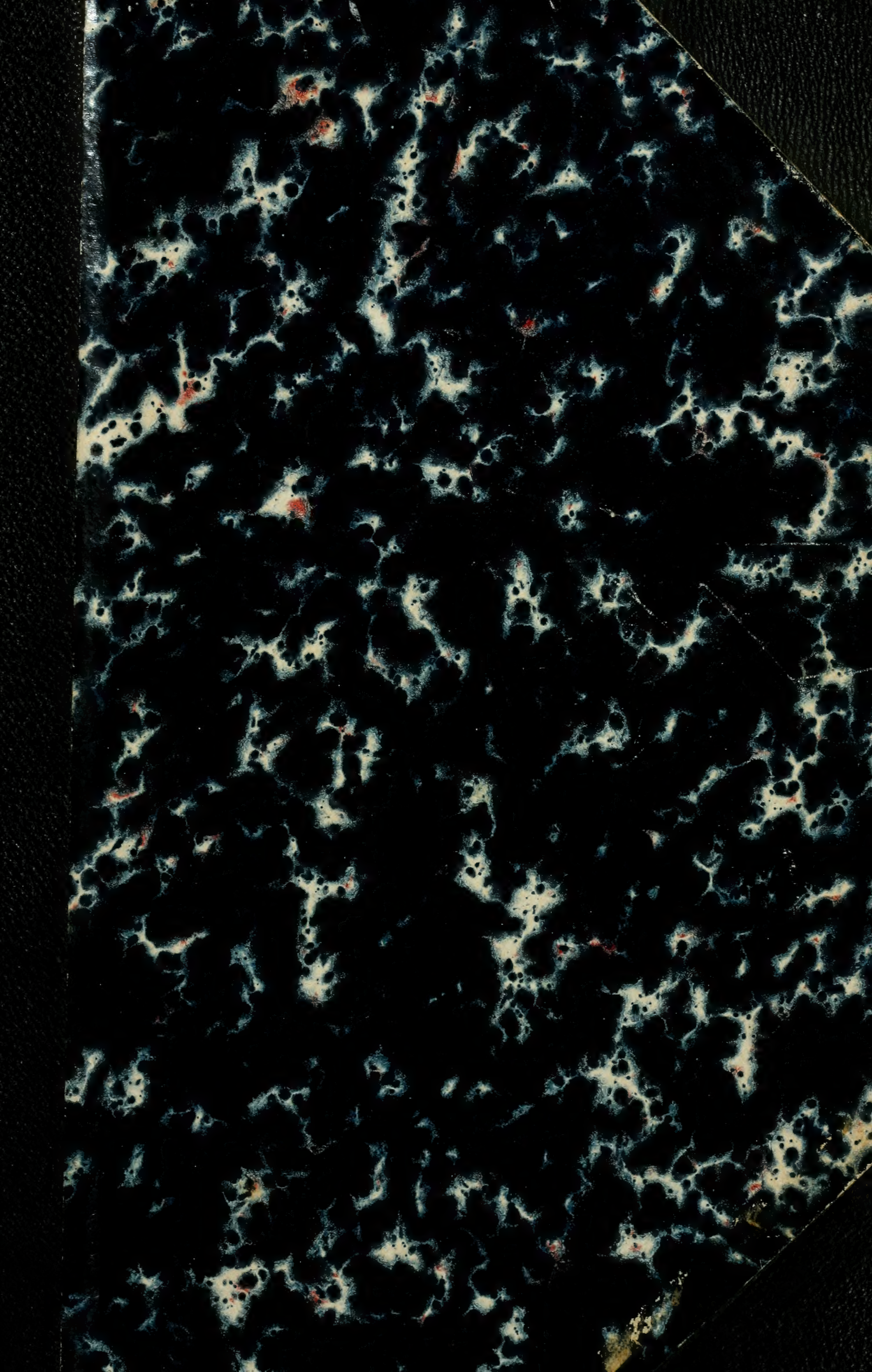


SHOUT
SHARE
IT

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor an der Universität zu Göttingen

Sechsundneunzigster Band

Mit 119 Figuren im Text und 33 Tafeln

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1910

E68-7(16)

1801

Inhalt des sechsundneunzigsten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 2. August 1910

Seite

Clara Hamburger, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Argyroneta aquatica Cl. (Mit 12 Figuren im Text und Tafel I) 1

Victor v. Engelhardt, Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Copulationsorgane einiger Spinnen. (Mit 49 Figuren im Text und Tafel II) . . 32

M. Nowikoff, Untersuchungen über den Bau, die Entwicklung und die Bedeutung des Parietalauges von Sauriern. (Mit 10 Figuren im Text und Tafel III—VIII) 118

Zweites Heft

Ausgegeben den 4. Oktober 1910

Gustav Hirschfelder, Beiträge zur Histologie der Rädertiere. (Eosphora, Hydatina, Euchlanis, Notammata.) (Mit 9 Figuren im Text und Tafel IX—XIII) 209

Annie Weiss, Beiträge zur Kenntnis der australischen Turbellarien. II. Rhabdocoelida. (Mit Tafel XIV und XV) 336

Drittes Heft

Ausgegeben den 18. Oktober 1910

Se

Thos. F. Dreyer, Über das Blutgefäß- und Nervensystem der Aeolididae und Tritoniadae. (Mit 4 Figuren im Text und Tafel XVI—XIX) . . 3

Georg Holste, Das Nervensystem von Dytiscus marginalis L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. (Mit 12 Figuren im Text) 4

Wolfgang v. Buddenbrock, Beiträge zur Entwicklung der Statoblasten der Bryozoen. (Mit 8 Figuren im Text und Tafel XX—XXII) . . . 4

Olaw Schröder, Buddenbrockia plumatellae, eine neue Mesozoenart aus Plumatella repens L. und Pl. fungosa Pall. (Mit 4 Figuren im Text und Tafel XXIII, XXIIIa) 5

Viertes Heft

Ausgegeben den 29. November 1910

Enoch Zander, Studien über die Honigbiene (Apis mellifica). III. Die Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm bei der Biene. Von **Christian Metzer**. (Mit 2 Figuren im Text und Tafel XXIV, XXV) 5

K. Derjugin, Der Bau und die Entwicklung des Schultergürtels und der Brustflossen bei den Teleostiern. (Mit 8 Figuren im Text und Tafel XXVI—XXVIII) 5

K. W. Dammerman, Der Saccus vasculosus der Fische ein Tiefeorgan. (Mit 1 Figur im Text und Tafel XXIX—XXXII) 6

Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Argyroneta aquatica Cl.

Von

Clara Hamburger.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit 12 Figuren im Text und Tafel I.

I. Die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Darmapparates und seiner Anhangsgebilde.

Die vorliegende Arbeit wurde zunächst zum Zweck eigner Belehrung unternommen. Ihre Veröffentlichung scheint gerechtfertigt, weil trotz einer größeren Anzahl von Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Spinnen, eine Einigung über mehrere wichtige Punkte noch nicht erzielt wurde und in den Lehrbüchern die Entstehungsweise gewisser Organsysteme immer noch abweichend voneinander geschildert wird. Was speziell die Behandlung des Darmapparates betrifft, so geben die beiden in Deutschland gebräuchlichsten größeren Lehrbücher von KORSCHELT und HEIDER sowie LANG voneinander und auch von den Ergebnissen meiner Untersuchungen abweichende Schilderungen. Seit dem Erscheinen dieser Werke ist nur eine Arbeit von SCHIMKEWITSCH (98) über die Entwicklung des Darmapparates der Araneiden erschienen, welche, wie es scheint, bisher überhaupt nicht berücksichtigt wurde, worauf ich später zurückkommen werde. MONTGOMERY konnte daher mit vollem Recht noch im Jahre 1908 den Abschnitt über Araneiden in seiner zusammenfassenden Übersicht der Excretionsorgane der wirbellosen Tiere mit der Bemerkung schließen, daß eine erneute Untersuchung dieser Verhältnisse dringend notwendig sei.

Vor allem schien es mir bei einer neuen Bearbeitung des Themas nötig, ganz systematisch vorzugehen und planmäßig Embryonen von genau bekanntem Alter in regelmäßiger Reihenfolge zu untersuchen, so daß ein Irrtum bezüglich der Aufeinanderfolge der Entwicklungsstadien ausgeschlossen ist, ferner die Verhältnisse bei der erwachsenen Spinne näher ins Auge zu fassen, da diese in neuerer Zeit wenig beachtet wurden, so daß in Lehrbüchern immer wieder auf recht alte Abbildungen zurückgegriffen werden muß.

Für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen erwies sich *Argyroneta aquatica*, die sich seit einigen Jahren im Aquarium unsres Instituts angesiedelt hat, in vieler Beziehung recht geeignet. Diese Spinne, welche in biologischer Hinsicht so häufig das Interesse der Forscher und der Naturfreunde erweckte, wurde bisher nur von wenigen Beobachtern [GRUBE (42), PLATEAU (77) und MITROPHANOFF] anatomisch und nur einmal entwicklungsgeschichtlich [PLATEAU (67)] untersucht.

Letztere Arbeit hat nur noch historisches Interesse; die ersteren konnte ich nicht in allen Punkten bestätigen.

Die Spinnen ließen sich in parallelwandigen Standgläsern, bei guter Durchlüftung und regelmäßiger Fütterung mit Wasserasseln, sehr leicht halten und beobachten; wobei sie fleißig Eikokons ablegten. Bei täglich mehrmaliger Kontrolle des Aquariums ließ sich die Eiablage zum Teil bis auf $^1/_4$—$^1/_2$ Tag genau feststellen.

Die Kokons wurden so lange im Aquarium belassen, bis mit der Konservierung begonnen werden sollte. Dann wurde der betreffende Kokon vorsichtig geöffnet und die Eier in zugedeckten Uhrschälchen, in der feuchten Kammer aufgehoben (zu feuchte Luft schadet). Die Eier hielten sich so recht gut und entwickelten sich im allgemeinen regelmäßig; die der verschiedenen Kokons gleich schnell und ebenso schnell wie die im Aquarium zurückgelassenen.

Der Kokon der *Argyroneta* besteht aus zwei, durch eine Scheidewand voneinander getrennten Kammern, deren untere mit Luft erfüllt ist, während die obere die Eier enthält; der Kokon wird an schwimmenden Pflanzen, im Aquarium auch häufig an der Glaswand, befestigt. Die weibliche Spinne hält sich in einer mit Fäden umsponnenen Luftblase unterhalb der unteren Kammer auf und verteidigt den Kokon lebhaft, wenn man ihn zu entfernen sucht.

Das Männchen, das bei *Argyroneta*, im Gegensatz zu den meisten andern Spinnen größer ist als das Weibchen, hält sich gleichfalls meist in der Nähe auf und scheint das Weibchen auch mit Futter zu versorgen.

Am 20. Tage nach der Eiablage durchbricht die junge Spinne die Eihülle. Ihre Chitinhaut ist noch ganz farblos, und wie wir sehen werden, ist sie zu dieser Zeit auch in ihrer inneren Organisation noch nicht fertig entwickelt.

Zunächst durchbrechen die jungen Spinnen nur die Scheidewand zwischen den beiden Kammern des Kokons und halten sich bis zu ihrer fertigen Entwicklung in der Luftkammer auf; noch einen Monat nach der Eiablage finden sie sich innerhalb des Kokons und ernähren sich lediglich von dem in ihrem Darm befindlichen Dotter. Ihre Chitinhaut hat sich inzwischen zu färben begonnen. Etwa 36 Tage nach der Eiablage schwimmen alle jungen Spinnen frei im Wasser umher und beginnen, sich in der gewohnten Weise von Wasserasseln zu ernähren, nachdem sie ihren Dotter vollständig verbraucht haben.

Das Gewinnen lückenloser Entwicklungsserien wird dadurch erschwert, daß die Entwicklung an gewissen Tagen sehr schnell voranschreitet, was ein öfteres Fixieren im Laufe des Tages und der Nacht erfordert.

Konservierung: Konserviert wurde in verschiedener Weise. Am geeignetsten erwiesen sich: die CARNOYsche Flüssigkeit: Alc. abs. 4 T., Eisessig 1 T., und besonders die GILSONsche Flüssigkeit (1,5 ccm Salpetersäure, 10 g Sublimat, 3 ccm Eisessig, 50 ccm Alkohol 60% und 440 ccm Wasser); zum Studium der äußeren Gestalt auch FLEMMINGsches Gemisch.

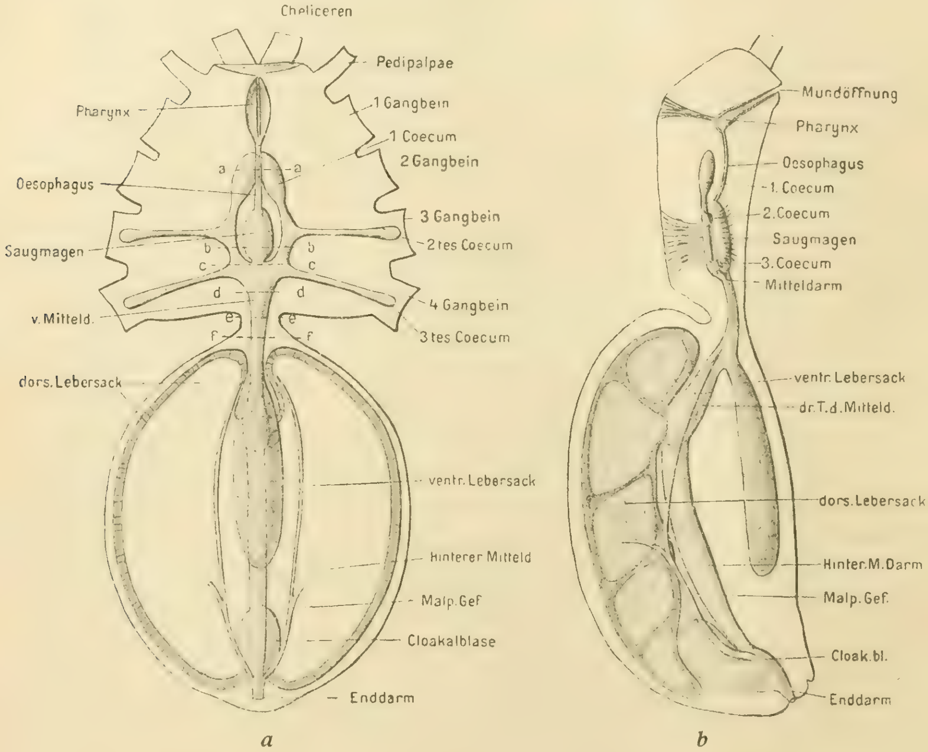
Alle diese Flüssigkeiten wurden heiß angewandt; die Eihüllen platzen hierbei meist von selbst, sonst mußten sie mit einer feinen Nadel angestochen werden. Die Art der Färbung soll bei der Figurenerklärung erwähnt werden.

Bei der Einbettung war die Überführung der Eier durch Zedernholzöl (statt Chloroform oder Xylol) von Vorteil. Die jungen Stadien lassen sich ohne Anwendung von Mastix-Collodium nicht schneiden.

Ehe ich zu einer Schilderung der Entwicklung des Darmkanals und seiner Anhangsgebilde übergehe, werde ich an der Hand einiger Zeichnungen die Verhältnisse bei der erwachsenen Spinne schildern und die von früheren Beobachtern gemachten Fehler berichtigen.

Der erste Abschnitt des Darmes — der Vorderdarm — steigt von der ventral gelegenen Mundöffnung schräg zur Dorsalseite auf (Textfig. 1*b*) und verläuft dann ziemlich geradlinig bis hinter die Mitte des Cephalothorax. Die drei Abschnitte, welche ihn zusammensetzen, Pharynx, Oesophagus und Saugmagen, unterscheiden sich voneinander. sowohl durch die Art ihrer Zellelemente, als ihre äußere und innere Gestalt und die Art der Befestigung an der Körperwand.

Der Pharynx (s. Textfig. 1 *a* u. *b*) oder die Mundhöhle ist ein ziemlich breiter, aber flacher Raum, der mit Chitinplatten ausgekleidet ist, deren Oberfläche nicht wie bei den meisten andern Spinnen gestreift, sondern in tiefe Falten eingesenkt ist. An seinem hinteren Ende erweitert sich sein Lumen, indem sich seine dorsale Wand ausbuchtet (s. Textfig. 1 *b*); an dieser Stelle inserieren Muskeln, die nach der dorsalen Körperwand ziehen. Im vorderen Teile der Mundhöhle schließen Ober- und Unterlippe fest aufeinander und lassen nur in der Mitte eine enge röhrenförmige Öffnung zwischen sich, welche durch eine rinnenförmige Ausbuchtung im Chitin der oberen Wand des Pharynx herbeigeführt wird (s. Textfig. 1 *a*). Der Pharynx steigt, wie schon erwähnt, von der ventralen Mundseite gegen den Rücken auf, dann macht der Darm beim Übergang in den engen röhrenförmigen Oesophagus eine scharfe Biegung und verläuft im wesentlichen geradlinig durch den Cephalothorax. Der Oesophagus ist etwas ventralwärts


Cheliceren
Pedipalpae
Pharynx
1 Gangbein
1 Coecum
2 Gangbein
a
a
Oesophagus
3 Gangbein
Saugmagen
b
b
2 tes Coecum
c
c
d
d
4 Gangbein
v. Mitteld.
e
e
f
f
3 tes Coecum
dors. Lebersack
ventr. Lebersack
Hinterer Mitteld
Malp. Gef
Cloakalblase
Enddarm
a
Mundöffnung
Pharynx
Oesophagus
1. Coecum
2. Coecum
Saugmagen
3. Coecum
Mitteldarm
ventr. Lebersack
dr. T. d. Mitteld.
dors. Lebersack
Hinter. M. Darm
Malp. Gef.
Cloak. bl.
Enddarm
b

Textfig. 1.

Textfig. 1*a*. Darmapparat von der Ventralseite gesehen. Von dem dorsalen Lebersack ist nur der äußere Umriß angegeben, um die Zeichnung nicht zu komplizieren. Textfig. 1*b*. Darmapparat im Profil gesehen. Schematisiert. Der dorsale Lebersack ist im Durchschnitt dargestellt.

gebogen; er ist ein enges, mit einer Chitinmembran ausgekleidetes Rohr, dessen dorsale Chitinhaut gefaltet erscheint; auf Längsschnitten sieht man ferner, daß sie zähnchenförmige Hervorragungen besitzt Der Oesophagus ist fast in seiner ganzen Länge von dem Schlundring umgeben; Fig. 12 *a*, Taf. I zeigt ihn im Querschnitt dicht hinter seinem Austritt aus dem Schlundring (Textfig. 1 Linie *a—a*). Bald darauf erweitert sich der Darm bedeutend und geht in den Saugmagen über. Die Chitinauskleidung dieses letzten Abschnittes des Vorderdarmes läßt nur ein enges X-förmiges Lumen zwischen sich, wenn das Organ außer Funktion ist. Die Epithelzellen, welche das Chitin ausscheiden, sind von Ringmuskeln umgeben; der äußere Kontur des Querschnittes des Saugmagens wird hierdurch dreieckig; an jede der drei Wände setzt sich ein Muskelbündel an, von denen zwei zum ventral gelegenen Entosternit, eines zur dorsalen Körperwand zieht. Diese Verhältnisse sind auf Fig. 12 *b* besser zu erkennen als durch die Beschreibung.

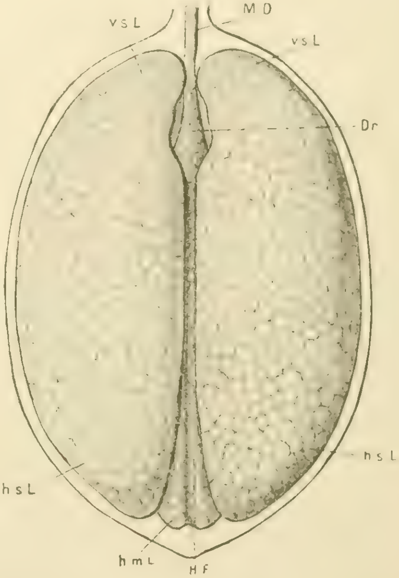
Etwa in der Höhe des vierten Beinpaares (Textfig. 1 *a* u. *b*) geht der Saugmagen in den Mitteldarm über, der sich durch die Ausbildung von Cöca auszeichnet. Bei *Argyroneta* sind deren drei Paar entwickelt, von denen das erste sich nach vorn zu ausstülpt. Die keulenförmig verdickten Enden dieses ersten Paares sind einander zugeneigt und verwachsen dorsal vom Oesophagus miteinander; ihre Lumina bleiben jedoch getrennt, was schon Grube (42) angab und Plateau (77) bestätigte. Das zweite und dritte Paar gleichen einander; sie sind dünne Schläuche mit verdickten Enden und erstrecken sich bis in die Basalglieder des dritten und vierten Beinpaares. Sämtliche Cöca einer Seite entspringen gemeinsam aus dem Mitteldarm, an dessen oralem Ende dieser gemeinsame Ursprung ist. Wir sehen Fig. 12 *c*, daß die Ausstülpung (*M.C*) jederseits nicht ganz seitlich, sondern etwas dorsalwärts stattfindet; die Hauptstämme, welche nach vorn umbiegen und mit dem Saugmagen parallel verlaufen, liegen infolgedessen dorsal von diesem, wie auf dem Querschnitt (Fig. 12 *b*, *M.C*) ersichtlich. Die ziemlich stark keulenförmig angeschwollenen Vorderenden dieser Hauptstämme stellen das erste Paar der Cöca dar, während das zweite und dritte Paar seitlich aus diesem Hauptstamm hervorgehen (s. Textfig. 1).

Grube und Plateau sind meines Wissens die einzigen, welche den Darmapparat der erwachsenen *Argyroneta* untersuchten. Grube äußert nur, daß die Fünfzahl der Cöca bei den Spinnen allgemein sei; da er insbesondere *Argyroneta* untersucht hat, ist anzunehmen, daß für diese das gleiche zutreffen soll; auch Plateau (77) gibt an, daß der Mitteldarm außer den vorderen Cöca noch vier Paar seitliche abgibt. Ich habe weder bei sorgfältiger Präparation der erwachsenen Spinne und mikroskopischer Untersuchung des herauspräparierten Darmes, noch bei dem Studium von Sagittal-, Horizontal- und Querschnittserien durch ältere Embryonen und junge Spinnen jemals mehr als die beschriebenen drei Paare finden können, obgleich ich mir Mühe gab, die fünf von Plateau erwähnten und abgebildeten Paare wiederzufinden. Ich muß daher einen Irrtum meinerseits für ausgeschlossen halten. Oder sollten Variationen vorkommen und ich durch Zufall nur die eine gefunden haben? Bertkau (85) gibt von andern Spinnen an, daß die Zahl der Cöca mit stärkerer oder schwächerer Nahrungsaufnahme schwanke. Die erwachsenen Spinnen wurden von mir im Herbst präpariert; es wäre immerhin möglich, daß eine gut ernährte Spinne im Frühling und Sommer sich anders verhält, wenn es mir auch sehr zweifelhaft erscheint.

Bertkau (85) fand bei *Atypus* gleichfalls nur drei Cöcapaare; ob sie denen von *Argyroneta* entsprechen, kann ich leider seiner Schilderung nicht entnehmen; für das erste und dritte Paar von *Argyroneta* scheinen in dem ersten und zweiten Paar von *Atypus* Analoga vorhanden zu sein; von dem dritten Paar, welches Bertkau für *Atypus* beschreibt, kann ich mir keine Vorstellung bilden, — eine Abbildung fehlt.

Wie aus Textfig. 1 deutlich hervorgeht, tritt der Mitteldarm eine kurze Strecke hinter der Einmündung der Cöca in das Abdomen ein; er hat auf dem Querschnitt etwa halbkreisförmige bis dreieckige Gestalt (Fig. 12 *d*, *e*) und ist, besonders auf dem Einschnitt zwischen dem Cephalothorax und Abdomen, ganz von Tracheen umsponnen (Fig. 12 *e*, *T*). Im Abdomen nimmt sein Querschnitt dann die Gestalt eines gleichseitigen Dreiecks an (Fig. 12 *f*), gibt aber sehr bald ventral einen Lebersack oder Darmdivertikel ab (Textfig. 1 *a* u. *b*). Hinter der Einmündungsstelle verändert sich das Bild des Darmes sehr wesentlich, indem das Darmepithel in ein drüsiges, mit dem Lebersack übereinstimmendes übergeht (s. Textfig. 1 *b* u. 2 *Dr*). Am Ende dieses drüsigen Darmabschnittes findet dorsal die Verbindung mit der Lebermasse durch einen weiten Gang statt, dann nimmt die Darmwand wieder ihre ursprüngliche Gestalt an, verläuft etwa parallel zur dorsalen Körperwand und mündet schließlich durch den auf der ventralen Seite, hinter den Spinnwarzen gelegenen After aus.

Eine kurze Strecke vor der Ausmündung stülpt sich aus der Dorsalwand des Darmes die Cloakalblase (Textfig. 1 *Cloakbl*) aus, während rechts und links die Malpighischen Gefäße ihren Ursprung nehmen. Jedes dieser Gefäße teilt sich zunächst in zwei Hauptäste, von denen der innere parallel zum Darm verläuft, der äußere dorsal zwischen das Lebergewebe aufsteigt; beide Äste laufen in feine Spitzen aus; seitlich sah ich einige wenige ganz zarte Fäden von ihnen entspringen, möchte aber nicht bestimmt sagen, daß dies weitere Verzweigungen sind. Eine so reichliche Verzweigung innerhalb der Leberlappen, wie andre Autoren angeben, konnte ich nicht finden.



Textfig. 2.

Abdomen von der Dorsalseite nach Entfernung der Rückenhaut und des Herzens. *M.D*, Mitteldarm; *Dr*, drüsiger Abschnitt desselben; *v.s.L*, vordere seitliche Leberlappen; *h.s.L*, hintere seitliche Leberlappen; *h.m.L*, hinterer medianer Lappen; *H.F*, durch das Herz hervorgerufene Furche.

Zur näheren Erläuterung der Lageverhältnisse von Enddarm, Cloakalblase, Malpighischen Gefäßen und Mitteldarm ist Fig. 12 *g*—*s* geeignet, welche einer Querschnittserie (von 5 μ Schnittdicke) durch eine junge Spinne 7 Tage nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei, entnommen wurde; zu einer Zeit, wo der hintere Teil des Darmes schon fertig entwickelt ist. Dieses Stadium gibt, nach genauen vergleichenden Messungen unter dem Mikroskop, die Verhältnisse der erwachsenen Spinne auf $^1/_{10}$ verkleinert wieder.

Es ist geeigneter, die Schilderung am Analende zu beginnen. Die letzten drei Schnitte der Serie (*q*—*s*) interessieren uns hier zunächst nicht; sie treffen den Enddarm quer. Fig. 12 *p* stellt die Übergangsregion zur Cloakalblase (oder Cloakalsack) dar; dorsal (oben) ist schon die Wand der letzteren getroffen. Fig. 12 *o* ist der erste Schnitt durch die Cloakalblase, *n* und *m* stellen zwei weitere Querschnitte durch das gleiche Organ dar. Schnitt *n* ist von *o* durch zwei Schnitte getrennt, die hier nicht dargestellt sind; zwischen *n* und *m* liegen sechs Schnitte, die nichts Bemerkenswertes zeigen. Der Querschnitt der Cloakalblase ist analwärts kreisrund, weiter nach vorn mehr oval; an der Stelle, welche der Schnitt *m* trifft, ist die Blase ventral in einen schmalen Zipfel ausgezogen, dessen Bedeutung aus den folgenden Schnitten klar wird. Schnitt *l* zeigt nur die ventrale Hälfte der Cloakalblase (etwa bis zur Linie *a—b*, Fig. *m*), er ist durch drei nicht dargestellte Schnitte von *m* getrennt; rechts und links sehen wir je eine seitliche Ausstülpung aus der Wand hervorgehen, die auch auf dem nächsten Schnitt *k* noch getroffen sind, rechts zum Teil schon von der Fläche; es sind dies die Ursprungsstellen der Malpighischen Gefäße (*Mpg*). Auch auf den folgenden Schnitten sind sie noch sichtbar, aber da sie schräg nach vorn verlaufen, nur streckenweise. Die zwei folgenden Schnitte *i* und *h* zeigen auch ventral von der Cloakalblase eine Ausstülpung in Form eines geschlossenen Rohres (*HMd*), das auf Fig. *g*, welche um drei Schnitte weiter vorn liegt, ganz von der Cloakalblase gesondert ist. Dies Rohr ist der hintere Mitteldarm, welcher auf Schnitt 12 *k* in die Cloakalblase einmündet.

Diese Schnittserie lehrt also, daß der Übergang des Enddarmes in die Cloakalblase (Fig. 12 *p*) von der Einmündung der letzteren in den Mitteldarm (Fig. 12 *k*) 18 Schnitte à 5 μ = 90 μ entfernt ist, und daß dicht hinter der Vereinigung von Mitteldarm und Cloakalblase (Fig. 12 *k*), ja, man kann wohl sagen, auf gleicher Höhe, die beiden Malpighischen Gefäße entspringen (Fig. 12 *l.k*). Die Hauptfragen, welche der Antwort bedürfen, sind diese:

1) Ist die Cloakalblase ein Abschnitt des Enddarmes oder gehört sie dem Mitteldarm an.

2) Sind die Malpighischen Gefäße Abkömmlinge des Enddarmes, des Mitteldarmes oder der Cloakalblase?

3) Welchen Keimblättern entstammen die einzelnen Darmabschnitte?

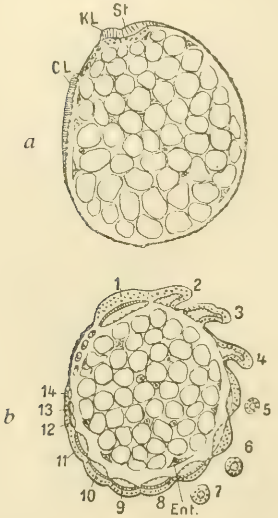
Die Betrachtung der eben aus dem Ei geschlüpften, sowie der erwachsenen Spinne, gibt uns, wie wir gesehen haben, hierüber keine sichere Auskunft, so daß die Spinnen vielfach als ungeeignet bezeichnet wurden, diese Verhältnisse einwandfrei aufzuklären (s. Brauer, 95). Für das vergleichend anatomische Studium mag diese Ansicht zu Recht bestehen; das systematische Studium der Entwicklung hingegen gibt uns einwandfreie Auskunft über die Herkunft und die gegenseitigen Beziehungen dieser Organe; wir haben hier ein treffendes Beispiel vor uns, daß die Entwicklungsgeschichte in gewissen Fällen eine nicht zu ersetzende Ergänzung der vergleichenden Anatomie bildet.

Über die Entwicklung der äußeren Gestalt des Spinnenembryos existieren mehrere ausführliche Arbeiten mit zum Teil vortrefflichen

Abbildungen, die es unnötig machen, hier nochmals Ansichten der äußeren Gestalt zu geben. Ich verweise hier auf die Arbeiten von Claparède, Balfour, Locy usw. und auf die erst kürzlich erschienene Untersuchung von Wallstabe. Zum besseren Verständnis will ich hier nur folgendes kurz bemerken:

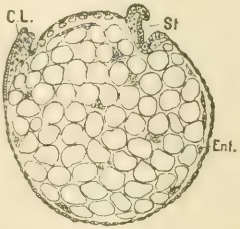
Während der ersten 6 Tage nach Ablage des Eies findet die Bildung der Keimblätter statt. Zunächst treten die Embryonalzellen an die Peripherie des Dotters und bilden hier eine einschichtige Zellenlage, das Blastoderm. An zwei Stellen der Oberfläche vermehren sich diese Zellen sehr schnell und bilden zwei Verdickungen, welche auch äußerlich deutlich sichtbar sind. Indem sie miteinander verschmelzen, entsteht die erste Anlage des Keimstreifes, dadurch daß nach außen zu das Ectoderm sich absondert, und die darunter liegenden Zellen die erste Anlage des Mesoderms darstellen, während die innersten Zellen sich von der Anlage loslösen und sich teils auf dem Dotter verbreiten, teils in denselben einwandern. Aus diesen Zellen gehen das Entoderm und die Dotterzellen hervor. Zunächst lagern sich nun die Mesodermzellen auf der Ventralseite des Eies als einschichtige Zelllage unter das Ectoderm; der Embryo ist in das Stadium des ungegliederten Keimstreifes eingetreten. Indem die zusammenhängende Mesodermlage in Somiten zerfällt, entsteht auch äußerlich eine Gliederung des Embryos in Segmente. Fig. 1 von Wallstabe zeigt dieses Stadium und entspricht einem Embryo von *Argyroneta* vom 6. Tage. Leider gibt dieser Autor (wie überhaupt die bisherigen Bearbeiter der Spinnen) das Alter der von ihm untersuchten Eier nicht an (seine Abbildungen beziehen sich auf *Agelena labyrinthica*). Der einzige Beobachter, welcher Angaben über das Alter macht, ist Pappenheim, der speziell die Entwicklung des Gehirns und der Augen von *Dolomedes fimbriatus* untersuchte. Leider aber widerspricht er sich an verschiedenen Stellen seiner Arbeït selbst, weshalb seine Angaben, die sich überdies nur auf relativ wenig Stadien beziehen, wenig verwendbar sind.

Im Laufe des 7. Tages tritt auch eine Längsspaltung des Mesoderms und fast gleichzeitig eine Spaltung jedes Mesodermsomits in die somatische und splanchnische Zelllage auf; indem letztere auseinander weichen, entstehen die Cölomhöhlen der Somiten, welche sich nicht alle gleichzeitig, sondern speziell die des Abdomens von vorn nach hinten fortschreitend entwickeln. Indem das somatische Blatt sich über die Oberfläche hervorstülpt und die darüber liegenden Ectodermzellen zu lebhafter Teilung anregt, entstehen die ersten Anlagen der Extremitäten. An einem $7^1/_2$ tägigen Embryo sind diejenigen des Cephalothorax deutlich sichtbar (Wallstabe, Fig. 4 u. 5, Pappenheim, Fig. 1). Am 8. Tage kommen die beiden Abdominalgliedmaßenpaare,



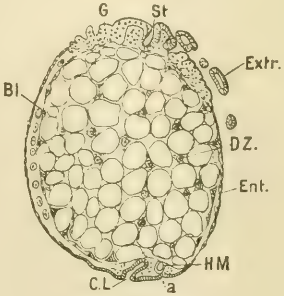
Textfig. 3.

Sagittalschnitte durch einen Embryo von 8—9 Tagen. Fig. 3 ***a***, medianer Schnitt. Kopf und Schwanzlappen getroffen. Am Kopflappen (***K.L***) seichte Einstülpung des Stomodäums (*St*). *C.L*, Schwanzlappen. Fig. 3 ***b***, etwas seitlicher Schnitt um die Ursegmente zu zeigen. ***1***, Kopfcölom; *2 3*, Cheliceren und Pedipalpen; *4—7*, erstes bis viertes Bein des Cephalothorax; *8* bis ***14***, Abdominalsegmente von denen das zweite und dritte (= *9 + 10*) Extremitäten tragen, die hier nicht getroffen sind. *Ent*, Entodermzellen.



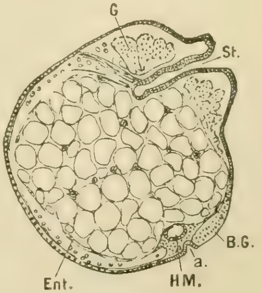
Textfig. 4.

Medianer Sagittalschnitt durch einen Embryo von 9—10 Tagen.



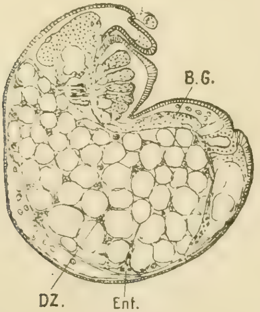
Textfig. 5.

Nicht ganz korrekter Sagittalschnitt von $10^1/_2$ Tagen. Das Analende ist nicht ganz median getroffen, man sieht daher Schnitte durch die Extremitäten (*Extr.*). Der Eingang in den Schlund ist nicht median getroffen, er ist schon etwas tiefer, als auf der Zeichnung. Der Caudallappen (*C.L*) ist noch deutlich sichtbar. Erste Andeutung der Enddarmeinstülpung (***a***).



Textfig. 6.

Medianer Sagittalschnitt von $11^1/_2$ Tage altem Embryo.



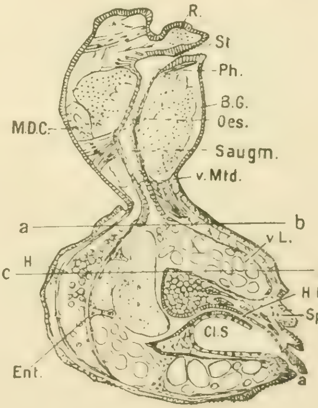
Textfig. 7.

Nicht ganz medianer Sagittalschnitt eines $13^3/_4$ Tage alten Embryos. Die Bauchganglienkette (*Bg*) erstreckt sich bis zum Caudalende; *D.Z*, Dotterzellen.

welche am zweiten und dritten Abdominalsegment entstehen, hinzu (während das erste extremitätenlos bleibt) (Wallstabe, Fig. 6 u. 7), am 9. Tage noch zwei weitere Paare am vierten und fünften Abdominalsegment, womit die Anlage der Extremitäten beendet ist. Hinter den extremitätentragenden Abdominalsegmenten bilden sich noch drei extremitätenlose und der sogenannte Schwanzlappen aus. Das Mesoderm hat sich, wie schon erwähnt, am 7. Tage auch längs in zwei parallel zueinander verlaufende Streifen gespalten, die nur am vorderen Ende (Kopflappen) und am hinteren Ende (Schwanzlappen) verbunden bleiben, während sich in der Mitte Dotter zwischen sie schiebt. Die Längsausdehnung des Keimstreifs hat naturgemäß mit der Vermehrung der Segmente bedeutend zugenommen, so daß er, der am 6. Tage etwa den halben Äquator des kugeligen Eies umfaßt, am 9. das Ei nahezu ganz umwachsen hat und Kopf und Schwanzlappen auf diesem Stadium auf der Dorsalseite des Eies einander sehr nahe liegen (Textfig. 3 *a*, *b* und 4).

Im Laufe des 10.—12. Tages findet dann die sogenannte Drehung des Embryos, durch mächtiges Auswachsen der kurzen Rückenregion statt, und Hand in Hand damit geht eine sehr schnelle Entwicklung der inneren Organe.

Während zu Beginn des 10. Tages (s. Textfig. 4 u. 9) die Entwicklung der inneren Organe kaum erst ihren Anfang genommen hat, sind am 13. Tage (Textfig. 7) die wichtigsten von ihnen in voller Entwicklung; auch die äußere Gestalt des Embryos gleicht nun schon in den wesentlichen Punkten der des fertigen Tieres. Der Caudallappen ist verstrichen, das Analende des Embryos durch die mächtige Hervorwölbung des Rückens auf die Ventralseite verlagert, sowie durch eine ventrale Einkrümmung auch schon deutlich ein Einschnitt zwischen Cephalothorax und Abdomen ausgeprägt.



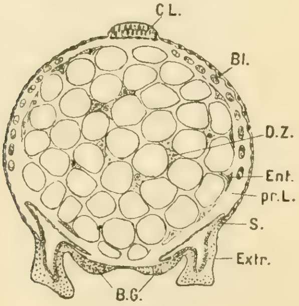
Textfig. 8.

Sagittalschnitt durch eine junge Spinne, 2—3 Tage nach dem Verlassen des Eies (d. h. 23 Tage nach der Ablage des Eies). *a*, After; *B.G*, Bauchganglienkette; *Cl.S*, Cloakalsack; *H*, Herz; *H.M*, hinterer Mitteldarm; *M.D.C*, Mitteldarmcöca; *Oes*, Oesophagus; *Ph*, Pharynx; *R*, Rostrum; *Saugm*, Saugmagen; *Spdr*, Spinndrüsen; *St*, Stomodäum; *V.Mtd*, vorderer Mitteldarm; *v.L*, ventraler Leberlappen.

Wir sehen auf sagittalen Längsschnitten (Textfig. 7) vor allem die fortschreitende Entwicklung des Nervensystems. Die Bauchganglienkette

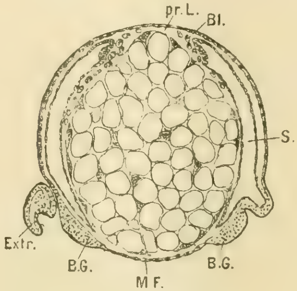
(*B.G*) erstreckt sich in diesen frühen embryonalen Stadien bis an das Analende und wird erst später auf den Cephalothorax reduziert. Um diese Verhältnisse zur Anschauung zu bringen, ist es nötig, nicht den mediansten Längsschnitt zu wählen, sondern einen etwas seitlichen, da, wie schon bemerkt, und aus Querschnitten (Textfig. 9 u. 10) ersichtlich ist, die beiden Hälften des Mesoderms auf diesen Stadien immer mehr auseinander weichen.

Ferner findet in diesen Tagen die erste Anlage der Augen sowie der Lungen statt, und die Bildung des Herzens findet durch Verwachsen der beiderseitigen Somiten (Textfig. 9 u. 10 *S*) auf der Dorsalseite, am 13. Tage ihren Abschluß. Alle diese Vorgänge seien hier zunächst nur zur Orientierung erwähnt und nun die Entwicklung des Darmkanals näher geschildert, die im Laufe des 8. Tages ihren Anfang nimmt. Gegen Ende des 8. Tages lassen sich die allerersten Anzeichen der beginnenden Entwicklung des Darmkanals nachweisen. Am Kopflappen (*K.L*) tritt eine seichte Einbuchtung des Ectoderms auf (Textfig. 3*a St*), und am Caudalende sehen wir gleichzeitig eine Anzahl Zellen sich zwischen das Ectoderm des Caudallappens (*C.L*) und die letzten Somiten anlagern (Taf. I, Fig. 1 *Ent*). Diese Zellen entstammen dem inneren Keimblatt, d. h. sie gehören zu jenen Zellen, welche wir bei der Bildung der Keimblätter sich vom mittleren Keimblatte loslösen und auf der Peripherie des Dotters verteilen sahen.



Textfig. 9.

Querschnitt durch einen 9—10 Tage alten Embryo. *B.G*, Bauchganglien, noch nahe beieinander; *Bl*, Blutzellen; *C.L*, Caudallappen; *D.Z*, Dotterzellen; *Ent*, Entodermzellen; *Extr*, Extremitäten; *pr.L*, primäre Leibeshöhle; *S*, Somiten.



Textfig. 10.

Querschnitt (12 Tage alt), die Somiten haben sich bedeutend vergrößert; die primäre Leibeshöhle hat dadurch an Umfang abgenommen; sie ist auf die Dorsalregion beschränkt. Ventral sind die rechte und linke Hälfte des Keimstreifens auseinander gerückt und die Medianfurche (*M.F*) hat sich bedeutend verbreitert. (Buchstabenerklärung s. Textfig. 9). Vergr. 40 mal.

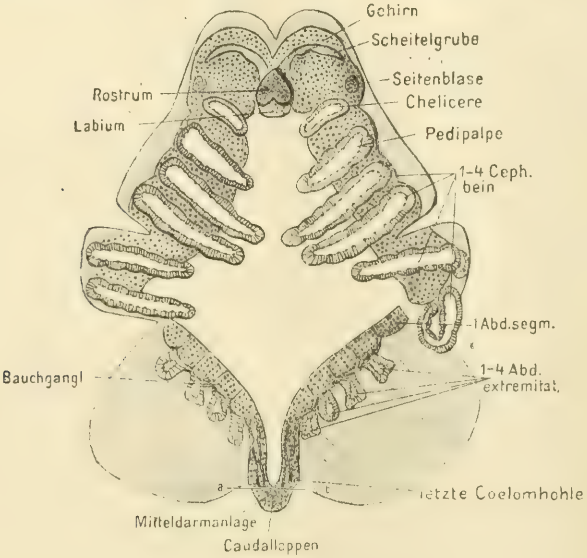
Während im Umkreise des Dotters, in der vorderen Region des

Embryos, diese Zellen meist einzeln, höchstens zu zwei vereint zusammenliegen, finden wir an diesem Tage am Caudallappen hinter dem letzten Somitenpaar eine kleine Gruppe von ihnen zusammen (Fig. 1 *Ent*), welche beginnen, sich durch Teilung zu vermehren; ob diese hintere Anlage sich auf eine Zelle zurückführen läßt oder ob mehrere der auf dem Dotter zerstreut liegenden Zellen bei ihrer Bildung beteiligt sind, konnte ich nicht mit voller Sicherheit feststellen. Zu Beginn des 9. Tages (an dem, wie erwähnt, die Anlage der Extremitäten beendet ist), haben sich diese Zellen bedeutend vermehrt und bilden einen zusammenhängenden Zellkörper von noch unregelmäßiger Gestalt (Fig. 2 stellt einen Querschnitt durch diese Anlage vom 9. Tage dar); die Entodermzellen dringen immer mehr zwischen die Enden der Somiten unter das Ectoderm des Schwanzlappens vor. Indem dieser durch lebhafte Teilung seines Ectoderms (s. Fig. 3 *Ect*) zu einer sackigen Ausstülpung anwächst, die sich schwanzartig über die Oberfläche des Dotters erhebt und nun erst eigentlich ihren Namen verdient, treten die Entodermzellen in diese Ausbuchtung ein und ordnen sich so an, daß ein kleines Lumen zwischen ihnen auftritt, so daß also eine allseitig geschlossene Blase entsteht, die im Innern des Caudallappens als unpaares Gebilde hinter den beiderseitigen letzten Ursegmenten liegt und KISHINOUYE (1891) zu der irrigen Annahme führte, daß sie das unpaare Cölom des Caudallappens darstellt.

Während dieser Vorgänge am Caudalende des Embryos hat sich die ectodermale Einstülpung des Stomodäums bedeutend vergrößert (Fig. 3 *a* u. Textfig. 4 *St*). Sie hat trichterförmige Gestalt angenommen, und dorsal ist eine leichte Ausstülpung erkennbar, an der mesodermale Zellen (*M*) ansetzen, welche durch ihre längliche Form schon die beginnende Differenzierung zu Muskelzellen zeigen. Letztere entstammen dem somatischen Blatt des Kopfcöloms (s. Textfig. 3 *b 1*), während das innere, splanchnische Blatt durch die ectodermale Einstülpung nach dem Dotter zu vorgeschoben wird und sich später an der mesodermalen äußeren Umhüllung der Mitteldarmcöca beteiligt.

Textfig. 4 zeigt einen medianen Sagittalschnitt durch dieses Stadium, vergleichen wir ihn mit dem des vorhergehenden Tages oder vielmehr $1^1/_2$ Tag früheren (Textfig. 3 *a*), so fallen die hier geschilderten Entwicklungsvorgänge sehr deutlich ins Auge. Zu Beginn des 10. Tages ist die Entwicklung auf diesem Stadium angelangt. Der 10. Tag ist für die Entwicklung des Darmes von besonderer Bedeutung, weil an ihm die erste Andeutung des ectodermalen Enddarmes, wenn auch nur in den ersten Andeutungen, sich zeigt (s. Textfig. 5 und

Fig. 5, *A*). Er entsteht ein ganzes Stück ventralwärts von dem Caudallappen und wächst auf die entodermale Anlage zu. Die entodermale Anlage selbst zeigt zunächst dadurch einen Fortschritt ihrer Entwicklung, daß die dem Dotter zugewandten Zellen in ihrer Anordnung nicht mehr so regelmäßig radial sind wie auf Taf. I, Fig. 3 (s. Fig. 4 und 5 *H.Md.A*); ferner vergrößert sich das Lumen der Anlage im


Gehirn
Scheitelgrube
Seitenblase
Chelicere
Pedipalpe
1-4 Ceph. bein
Rostrum
Labium
1 Abd.segm.
1-4 Abd. extremitat.
Bauchgangl
a
c
letzte Coelomhohle
Mitteldarmanlage
Caudallappen

Textfig. 11.

Totalansicht des Keimstreifens von einem Embryo des 10. Tages (10$^3/_4$ Tage alt). Das Präparat ist mit Boraxkarmin gefärbt. Der Keimstreif ist in einer Ebene ausgebreitet; der Dotter wurde mit einer Nadel entfernt. An der Übergangsstelle von Cephalothorax und Abdomen ist der Keimstreif bei der Präparation auseinander geplatzt; ohne dieses wäre ein flaches Ausbreiten unmöglich. Vergr. 40mal.

Laufe des 10. Tages, und es tritt dorsalwärts und seitlich Mesoderm an die Anlage heran.

Auf Fig. 5 ist diese hintere Mitteldarmanlage aus dem Caudallappen hervorgerückt, der sich mehr ventralwärts einzuschlagen und endlich zu verstreichen beginnt. Auf Textfig. 5, welche einen nicht ganz korrekten Sagittalschnitt durch einen Embryo dieses Tages (10$^3/_4$ Tage alt) darstellt, ist das gewaltige Wachstum der Rückenseite und die dadurch bedingte Verlagerung des Schwanzlappens und der hinteren Mitteldarmanlage deutlich sichtbar. Das Gehirn ist noch nicht vom Ectoderm gesondert. Über die Entwicklung des Nervensystems und die Ausbildung der Extremitäten an diesem Tage orientiert ein Totalpräparat des vom Dotter abpräparierten und flach ausgebreiteten Keimstreifs am besten (Textfig. 11). Am Gehirn treten die Einsenkungen der Scheitelgruben und der Seitenblasen deutlich hervor, die Bauchganglienkette erstreckt sich bis an den Caudallappen heran, ebenso die Mesodermsomiten. Die Extremitäten sind in voller Zahl ausgebildet, auch diejenigen des Abdomens mit ihrem Cölomhöhlen. Hinter den letzten Abdominalgliedmaßen sind jederseits noch drei Cölomhöhlen sichtbar.

Über die Bestimmung der früher erwähnten, auf der Peripherie des Dotters zerstreut liegenden Entodermzellen geben die Textfiguren 3*a*—8 *Ent* Aufschluß. Am 10. Tage (Textfig. 4 u. 5) treten diese an mehreren Stellen in engeren Verband miteinander und beginnen den Dotter mit einer einschichtigen Zelllage zu umgeben, die aber erst einige Tage später vollständig geschlossen wird und endlich zur Bildung der Lebersäcke führt, deren weitere Entwicklung später geschildert werden soll. Die genauere histologische Struktur dieser Zellen ist auf Taf. I, Fig. 11 deutlich zu sehen, welche bei starker Vergrößerung ein Stück der dorsalen Körperpartie eines 10 tägigen Embryos darstellt. *Ect* sind die Ectodermzellen der dorsalen Körperwand. Die Entodermzellen zeichnen sich durch große Kerne mit weitmaschigem Chromatingerüst aus; sie enthalten einen Nucleolus, einige von ihnen senden Ausläufer in den Dotter hinein; im allgemeinen sind sie flach spindelförmig. Zwischen Entoderm und äußerer Körperwand liegen ferner sehr große, in diesem und den früheren Stadien auffallende Zellen, welche ich bisher ganz unerwähnt gelassen habe. Obgleich sie nicht in den eigentlichen Rahmen dieser Untersuchungen gehören, möchte ich hier doch einiges über sie bemerken, da sie zu den charakteristischen Zellelementen dieser frühen Entwicklungsstadien gehören.

Sie treten zunächst nur da auf, wo der Dotter in unmittelbare Berührung mit den Blastodermzellen tritt, d. h. also an allen den Stellen, welche nicht vom mesodermalen Keimstreif bedeckt sind. Sie sind charakterisiert durch ihre besondere Größe, ihre etwas länglichrunde Gestalt und eine große Vacuole, welche den Kern an den Rand der Zelle drückt, so daß er von der Seite gesehen mehr oder weniger halbmondförmig erscheint. Die Vacuole ist in diesen Stadien fast immer mit Dotter erfüllt, der aus bündelförmig oder strahlig angeordneten nadelförmigen, kristallartigen Gebilden besteht.

Über die Herkunft dieser Zellen sind sehr verschiedene Ansichten geäußert worden, auf die ich hier nicht im einzelnen eingehen will; jedenfalls sollen danach diese Zellen entodermalen oder mesodermalen Ursprunges sein. Nach meinen Erfahrungen entstammen sie dem Blastoderm, d. h. den noch undifferenzierten Zellen, welche den Dotter auf der Dorsalseite umgeben, während sich auf der Ventralseite der Keimstreif differenziert. Ich sah an Schnitten durch einen Embryo des achten Tages diese Zellen sich von dem Blastoderm abschnüren.

und zwar zum Teil schon mit Dotter in ihrem Innern. Am 8. bis 9. Tage sind sie im ganzen Umkreise des Dotters bis auf die relativ schmale Zone des mesodermalen Keimstreifs zu finden, d. h. in dem ganzen Raum, den man als primäre Leibeshöhle (Textfig. 9 *Pr.L*) aufzufassen hat (Textfig. 9 *Bl*). Durch Auswachsen der Somiten wird die Hauptmasse von ihnen immer mehr nach der Dorsalseite verschoben (Textfig. 10 *Bl*), wo sie schließlich in den engen Raum zwischen den dorsalen Enden der Somiten, der zum Herzlumen wird, zusammengedrängt werden, und so in das Innere des Herzlumens zu liegen kommen und zur Bildung der Blutzellen beitragen.

Ich hatte die Schilderung der Entwicklung des Darmkanals am 10. Tage unterbrochen. Am 11. Tage (Fig. 6 und Textfig. 6) ist zunächst zu bemerken, daß der Vorderdarm sich bedeutend tiefer eingesenkt hat und der Caudallappen ganz verstrichen ist. Der Enddarm ist jetzt sehr deutlich sichtbar; von der Anlage des Mitteldarmes, dessen Lumen sich vergrößert hat, jedoch völlig getrennt. Diese entodermale Anlage ist auch mit dem Dotter nicht in offener Verbindung, wenn auch an der dem Dotter zugewandten Seite die Zellen schon flacher und die Zellkerne nicht mehr regelmäßig angeordnet und weniger färbbar sind, was darauf hindeutet, daß die Zellen dem Untergang geweiht sind.

Am 12. Tage schreitet das Wachstum der Rückenseite noch weiter vor. Die Drehung des Embryos ist nun vollendet. Am 13. Tage wird, wie schon erwähnt, durch eine Einknickung der Bauchseite der After dem Mund noch mehr genähert (Textfig. 7); durch diese Einknickung tritt auf der Ventralseite eine deutliche Abgrenzung des Cephalothorax gegen das Abdomen auf; am Rücken ist eine solche vorerst nicht zu bemerken.

Schon am 11. Tage zeigte die entodermale Mitteldarmanlage winzig kleine, kaum wahrnehmbare Ausstülpungen rechtwinkelig zur sagittalen Medianebene; am 12. Tage haben sich diese Zipfel zu Schläuchen verlängert, welche auf Fig. 7*a* abgebildet sind und die ersten Anlagen der Malpighischen Gefäße darstellen. Die Schnittrichtung entspricht der Linie *a—b* (Fig. 7), trifft also die entodermale Anlage in der Längsrichtung des Abdomens aber senkrecht zur Ebene der Fig. 7, d. h. nicht sagittal, sondern horizontal.

Von der entodermalen Mitteldarmanlage aus umwachsen einige Zellen das caudale Ende des Dotters, doch tritt eine offene Verbindung ihres Lumens nach dem Dotter auch jetzt noch nicht ein, obgleich die Zellen an der dem Dotter zugewandten Seite (Fig. 7) auseinander zu weichen beginnen; mit dem ectodermalen Enddarm besteht noch keinerlei Verbindung. Horizontalschnitte durch die Anlage, ebenso wie Querschnitte bestätigen die gegebene Schilderung; ich konnte sie hier aus Mangel an Platz nicht zur Darstellung bringen. Sie alle zeigen deutlichst, daß aus der Mitte der Seitenwände der blasenförmigen, entodermalen Anlage die Malpighischen Gefäße zu einer Zeit hervorgehen, wo dieselbe ohne jede Verbindung mit dem ectodermalen Enddarm ist, daß also diese Gebilde ebenso wie das Organ, dem sie entsprossen, entodermalen Ursprunges sind. Welchem Teil des hinteren Darmabschnittes bei der ausgewachsenen Spinne dieses noch undifferenzierte Organ selbst entspricht, wird erst am nächsten Tage klar.

Am 13. Tage wachsen die dem Dotter zugewandten Zellen der bisher runden Anlage, welche schon begonnen hatten, auseinander zu weichen, durch Zellteilungen zu einem röhrenförmigen Gebilde aus, wie es Fig. 8 im sagittalen Längsschnitt zeigt. Die erst blasenförmige Anlage wurde hierdurch zu einer röhrenförmigen umgewandelt, die nur noch dorsalwärts einen Rest ihrer ursprünglichen Form, in Gestalt einer kleinen Ausbuchtung (*Cl.S*) erkennen läßt. Schneiden wir dieses Stadium in der Richtung der Linie *a*—*b* (Fig. 8) senkrecht zur Ebene des Papiers, so sehen wir auf einer lückenlosen Schnittserie deutlich, daß die Ursprungsstelle der Malpighischen Gefäße gerade da liegt, wo die ursprüngliche, runde Anlage in den schlauchförmigen Abschnitt übergeht. Hier ist nur ein Schnitt einer solchen Serie dargestellt (Fig. 8*a*), welcher in die Linie *a*—*b* selbst fallen würde. Wir sehen rechts und links die Einmündung der Malpighischen Gefäße, die auch in ihrem weiteren Verlaufe nochmals getroffen sind. Der nächste Schnitt dorsalwärts würde schon die allseitig geschlossene Wand der dorsalen Ausbuchtung zeigen (was auch aus Fig. 8 zu entnehmen ist). Ferner ist dieser und die folgenden Schnitte auch darum von Interesse, weil sie die Stelle enthalten, an der die Malpighischen Gefäße sich in zwei Äste spalten. Die, ventral auf den in Fig. 8*a* gezeichneten, folgenden Schnitte sind Längsschnitte durch den röhrenförmigen hinteren Darmabschnitt und treffen auch den Enddarm; auch sie bestätigen das auf Fig. 8 Sichtbare, und beweisen gleichfalls, daß auch am 13. Tage die hintere Mitteldarmanlage mit dem Enddarm noch nicht in Verbindung steht, ferner aber zeigt ein Vergleich dieses Stadiums mit dem der folgenden Tage (vgl. die Fig. 9 u. 10 vom 16. und 17. Tage), was ich schon hier vorgreifend bemerken möchte, daß der röhrenförmige Teil dem hinteren Mitteldarm — im engeren Sinne — und die dorsale Ausstülpung dem Cloakalsack der fertig entwickelten Spinne entsprechen, daß sie beide gemeinsamen, entodermalen Ursprunges sind, und die Embryonen des 12. und 13. Tages lehren uns außerdem, daß die vielumstrittene Ursprungsstelle der Malpighischen Gefäße der Stelle entspricht, an der aus der ursprünglich undifferenzierten Anlage der röhrenförmige Darmabschnitt hervorwächst.

Die drei eingangs (S. 8) vorgelegten Fragen sind hiermit als einwandfrei beantwortet zu betrachten. Jedenfalls was den morphologischen Teil betrifft, der hier ja zunächst nur in Betracht kommt. Wie weit die Cloakalblase funktionell mit dem Darm in Beziehung steht, soll hier zunächst nicht erörtert werden. Ich möchte, ehe ich die weitere Entwicklung schildere, die bisher über diese Verhältnisse geäußerten Ansichten kurz erwähnen.

Bezüglich der Cloakalblase waren die Autoren fast einstimmig der Ansicht, daß dieselbe eine Ausstülpung des Rectums, also ectodermalen Ursprunges sei. Ich nenne hier nur die Arbeiten von Balfour (80), Locy (86), Morin (86—87 u. 88) und Schimkewitsch (87). Auch Wagner (94) tritt dieser Ansicht bei, jedoch ohne eigne entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen angestellt zu haben.

Kishinouye (91) hingegen leitete die Cloakalblase vom Mesoderm ab, indem er sie für das unpaare Cölom des Caudallappens hielt. Die Untersuchungen von Kishinouye sind neben denen von Morin (88) die ausführlichsten, speziell über die erste Entwicklung des Darmapparates, und seine Abbildungen über die frühen Entwicklungsstadien des Cloakalsackes, und auch der Malpighischen Gefäße ähneln dem von mir beobachteten außerordentlich; leider fehlten ihm, wie es scheint, lückenlose Serien der frühesten, sowie der späteren Stadien, so daß er sowohl bezüglich der Cloakalblase als auch, wie wir sehen werden, in bezug auf die Malpighischen Gefäße zu völlig irrigen Ansichten geführt wurde.

Der Ursprung der Malpighischen Gefäße, d. h. ihre Ableitung von einem der drei Keimblätter war, so lange man für den ectodermalen Ursprung der Cloakalblase eintrat, natürlich von außerordentlicher Schwierigkeit, aber gerade dieser Punkt war für die systematische Stellung der Arachniden und ihre phylogenetische Ableitung von der allergrößten Bedeutung. Balfour, Schimkewitsch (87) und Morin traten für ihren ectodermalen Ursprung ein, während Locy sie aus dem schlauchförmigen hinteren Mitteldarm entstehen läßt (und zwar von seiner dorsalen Wand, da, wo diese in die ventrale der Cloakalblase übergeht) und für entodermal hält, ohne genauere Angaben darüber zu machen, was ihn zu dieser Ansicht führte. — Lomann (85—87) gelangte bei Betrachtung der erwachsenen *Ctenizia caementaria*, *Epeira*, *Tegenaria* zu dem gleichen Resultat. Auch Wagner (94) sucht die verschiedenen Ansichten der Autoren dahin zu modifizieren, daß da, wo ein Ursprung der MALPIGHIschen Gefäße von der (ectodermalen) Cloakalblase angenommen wird, dies erst eine sekundäre Verlagerung sei, während sie ursprünglich dem entodermalen hinteren Mitteldarm entspringen. — KISHINOUYE (91) und schon viel früher BARROIS (77) suchten den mesodermalen Ursprung der MALPIGHIschen Gefäße zu beweisen. KISHINOUYE sah ein ganz meiner Fig. 7*a* oder vielmehr einem Nachbarschnitt derselben entsprechendes Bild, und hielt zunächst die Ausstülpungen für die Anlagen der MALPIGHIschen Gefäße, da er aber eine weitere Entwicklung derselben nicht verfolgen konnte, meint er diese Ausstülpungen verstrichen wieder und die MALPIGHIschen Gefäße entständen aus Mesodermzellen der letzten Somiten als solide Stränge, die erst später mit der Cloakalblase in Verbindung treten. — KORSCHELT und HEIDER (1890) schilderten die »Rectalblase« als ectodermal; bezüglich der MALPIGHIschen Gefäße jedoch hielten sie die Ansicht von LOCY und LOMANN für besser begründet, betrachteten diese Angelegenheit aber als für der weiteren Untersuchung bedürftig, während LANG (1894) sie als Ausstülpungen der Rectalblase, einer Erweiterung des Enddarmes, also als ectodermal schildert. — 1898 änderte dann SCHIMKEWITSCH seine Ansicht bezüglich der Cloakalblase, auf Grund erneuter Untersuchungen an *Agroeca haglundii*, *Lycosa* spec. und *Pholcus phalangoides* und trat für ihren entodermalen Ursprung ein; seine Schilderung ihrer Entstehung weicht jedoch wesentlich von der meinen ab. Erstens läßt er die hintere Mitteldarmanlage von vornherein als eine nach dem Dotter zu offene gesonderte Entodermanlage entstehen, und ferner gibt er an, daß die Differenzierung des hinteren Darmabschnittes in Cloakalblase und eigentlichen Darm erst bei dem reifen, »zum Ausschlüpfen bereiten Embryo« stattfindet. Die MALPIGHIschen Gefäße gehen nach seinen Untersuchungen aus dieser Anlage zu einer Zeit hervor, wenn dieselbe noch in keiner Verbindung mit dem ectodermalen Enddarm steht, sind also auch entodermalen Ursprunges.

Diese Arbeit SCHIMKEWITSCHS vom Jahre 1898 hat in den seither erschienenen neuen Auflagen der Lehrbücher von BOAS (1901, dritte Auflage), GOETTE (1902), CLAUS-GROBBEN (1905, siebente Auflage), HERTWIG (1907, achte Auflage), Cambridge, Natural History Arachnida von WARBERTON (1909) keine Berücksichtigung gefunden. Die Cloakalblase wird allgemein als Teil des Enddarmes, die MALPIGHIschen Gefäße zum Teil als ectodermalen, zum Teil als entodermalen Ursprunges geschildert, also ganz im Sinne der älteren Autoren, von denen keiner die entodermale Natur der MALPIGHIschen Gefäße durch direkte Beobachtungen embryologischen Materials, sondern eigentlich nur durch Vermutungen erwiesen hatte. Daß die Arbeit von SCHIMKEWITSCH, deren Ergebnisse der Autor in seiner 1906 in dieser Zeitschrift (Bd. LXXXI) veröffentlichten Abhandlung: »Über die Entwicklung von *Telyphonus caudatus* (L.) verglichen mit derjenigen einiger andrer Arachniden« nochmals abgedruckt und mit den Abbildungen von 1898 veröffentlicht hat, nicht berücksichtigt wurde, mag seinen Grund zum Teil darin haben, daß SCHIMKEWITSCH nur wenige, schwer miteinander zu verbindende Stadien der Entwicklung des Darmapparates der Spinnen beschreibt und auch nur wenige Abbildungen gibt, um das Gesagte zu demonstrieren. Wie schon gesagt, konnte ich bezüglich der Art der Entstehung des hinteren Darmabschnittes mit SCHIMKEWITSCH in einigen sehr wesentlichen Punkten nicht übereinstimmen, während unsre Endresultate in bezug auf die Herkunft der einzelnen Darmabschnitte übereinstimmen. Die Untersuchungen SCHIMKEWITSCHS beziehen sich auf *Agroeca haglundii*, *Lycosa* sp., *Pholcus phalangoides*; vielleicht verhalten sich diese Formen anders als *Argyroneta* und *Agelena*, deren erste Entwicklungsstadien des Darmapparates nach KISHINOUYE (91), den von mir Beobachteten sehr ähneln. Eine andre Erklärung kann ich zurzeit nicht finden, da mir Erfahrungen an andern Formen fehlen.

Nach dieser Unterbrechung fahre ich in der Schilderung der Entwicklung am 14. Tage fort. Zunächst ist die weitere Entwicklung der Cloakalblase von Interesse. Nach den Angaben der Autoren scheint sich dieses Organ verschieden auszubilden. Nach den Abbildungen, die MORIN von *Pholcus* und *Theridium* gibt, soll sie bei diesen Formen zwischen Mittel- und Enddarm liegen. Die Abbildung von *Ctenizia* (*Mygale*) *caementaria* nach DUGÈS aus CUVIER, Règne animal, welche in den meisten Lehrbüchern abgedruckt ist, gibt zur gleichen Vermutung Anlaß. BERTKAU z. B., welcher diese Abbildung, wie es scheint, nur nach Reproduktionen kannte, sagt hierüber in seiner Abhandlung von 1884, daß sie sich wohl nicht als typisch empfiehlt, da hier die Cloake nur als einfache Erweiterung des Enddarmes dargestellt wäre, während er bei *Atypus*, *Tristica* und *Segestria* sie als obere Ausstülpung des Darmes gefunden habe.

Ich glaube auch, daß diese Abbildung mit die Schuld daran trägt, daß die Ansicht, die Cloakalblase sei eine Erweiterung des Enddarmes, sich bis jetzt erhalten hat; betrachtet man jedoch die Originalabbildungen von DUGÈS (vgl. *P.* 3, Fig. 6 u. 7), so sieht man, besonders auf letzterer (Fig. 7), welche den Darm usw. im Profil darstellt, daß sich diese Species übereinstimmend mit der Mehrzahl der Formen und auch mit *Argyroneta* verhält, bei welcher, wie wir sahen, die Cloakalblase einen dorsal von dem schlauchförmigen hinteren Ende des Mitteldarmes liegenden Sack darstellt, dessen Einmündung in Mittel- und Enddarm (wie schon S. 7 u. 8 erwähnt wurde) nur wenig voneinander entfernt sind.

Am 14.—17. Tage schreitet die Entwicklung des hinteren Mitteldarmes langsam vorwärts. Die Cloakalblase wächst zunächst schlauchförmig nach vorn aus (Fig. 9) und erweitert ihr Lumen erst nachträglich. Am 17. Tage (Fig. 10) ist die Ausbildung ihrer Gestalt im wesentlichen beendet, die Verbindung mit dem Enddarm tritt erst am 18. Tage ein, und eine offene Verbindung des Mitteldarmes zum Dotter, durch völliges Zerreißen des schon ganz zerklüfteten, kernlosen Plasmas im Lumen des hinteren schlauchförmigen Mitteldarmes erst am 20. Tage, also gleichzeitig mit dem Verlassen des Eies.

Die Zellelemente des Cloakalsackes und des hinteren Mitteldarmes sowie die der Malpighischen Gefäße sind zu Beginn ihrer Entwicklung naturgemäß die gleichen. Charakterisiert sind sie dadurch, daß die Kerne vom Lumen des Organs abgewandt, also der äußeren Wand der Zellen genähert liegen, und ferner dadurch, daß die Wand jeder Zelle nach dem Lumen zu halbkreisförmig vorspringt, wodurch die einzelnen Zellen deutlich erkennbar sind. Die Gestalt der Zellen, besonders des Mitteldarmes und der Cloakalblase, sind auf diesen Stadien cylindrisch, weshalb die Kerne anfänglich nahe beieinander liegen. Indem das Lumen der Cloakalblase sich vergrößert, werden die Zellen flacher und breiter, und ihre innere Hervorwölbung verschwindet; die Kerne weichen auseinander und scheinen in einer gemeinsamen Plasmamasse, ohne deutliche Zellgrenzen, zu liegen (s. Fig. 12 *g—m Cl.S*)[1].

Die Cloakalblase ist ferner von zwei Muskellagen umgeben, welche vom Mesoderm stammen. Die innere Ringmuskellage ist dünn, nur aus einer Zellschicht bestehend (s. Fig. 12 *m—o.RM*), die äußere Längsmuskelschicht ist bündelweise angeordnet, d. h. es verläuft immer eine Anzahl Muskelfasern dicht nebeneinander, dann folgt eine Lücke und dann abermals ein Muskelbündel usw. (s. Fig. 12 *n* u. *o*).

---

[1] An der funktionierenden Cloakalblase der erwachsenen Spinne fand ich zum Teil andre histologische Verhältnisse, die ich jedoch nicht genügend studiert habe, um hier näher darauf einzugehen. Besonders habe ich versäumt, verschiedene physiologische Verhältnisse, wie stärkere und schwächere Ernährung, zu berücksichtigen und möchte daher die histologischen Verhältnisse der erwachsenen Spinne lieber in einer besonderen Abhandlung näher beschreiben.

Auf diese zwei Muskellagen hatte schon Wasmann (46) hingewiesen, während Bertkau (84) annimmt, daß die Ringmuskeln nur die umbiegenden Längsmuskeln seien.

Über die Malpighischen Gefäße ist nicht viel zu bemerken. Ihre Zellen nehmen sehr bald kubische Gestalt an, auf einem Querschnitt sieht man nie mehr als vier bis fünf Kerne im Umkreis; in den Zellen sieht man kleine gelbliche Kristalle, welche nach neueren Untersuchungen aus Guanin bestehen. Über den Verlauf der Gefäße habe ich schon eingangs, berichtet; die Enden der beiden Hauptschläuche laufen ganz spitz aus. Weitere Verzweigungen konnte ich nur einige wenige an ihnen nachweisen, weder auf Präparationen noch an Schnitten so zahlreiche die Leber durchsetzende, wie dies von andern Spinnen angegeben wird. Allerdings habe ich die erwachsenen Spinnen hauptsächlich an makroskopischen Präparaten studiert; und es ist sehr wohl möglich, daß die feinsten Verzweigungen hierbei verloren gehen. Ich werde zu geeigneter Zeit versuchen, diese Frage durch Fütterung mit Karmin usw. noch weiter zu untersuchen.

Von dem Enddarm ist zu erwähnen, daß sich seine Wand verschiedenartig in Zipfel auszieht, so daß er auf Querschnitten in verschiedener Höhe sehr verschiedenartige Bilder gibt. Fig. 12 *p*—*s* stellen Querschnitte durch den Enddarm vom 7. Tage nach dem Verlassen des Eies dar.

Der Schnitt Fig. 12 *s* liegt ganz dicht am After. Diese Figur zeigt außer den drei ventralen Zipfeln dorsal zwei schräg zur Rückenseite aufsteigende Muskelstränge; am vorhergehenden Schnitt der Serie Fig. *r* sind die ventralen Zipfel noch länger ausgezogen; es tritt ferner deutlich hervor, daß das Epithel der Ventralseite mehr kubisch, dorsal cylindrisch ist. Dicht vor dem Übergang in den Cloakalsack endlich ist der Umriß im Querschnitt des Enddarmes dreieckig, sein Lumen in gleichmäßige Zipfel ausgezogen; außen ist der Enddarm an dieser Stelle von Muskeln umgeben (Fig. 12 *q* u. *r*). Die innere Chitinauskleidung ist auf allen drei Schnitten deutlich sichtbar.

Die Entwicklung des cephalothoracalen Mitteldarmes wurde bisher noch gar nicht erwähnt, weil sie erst am 17. Tage ihren Anfang nimmt; wenn der Vorderdarm schon fertig ausgebildet, nach hinten zu aber noch geschlossen ist. Nach meinen Erfahrungen entsteht die erste Anlage jedoch nicht aus einer besonderen Ansammlung von Zellen hinter dem Proctodäum, wie es Morin darstellt, sondern indem die Entodermzellen auf der Peripherie des Dotters, welche dem blinden Ende desselben anliegen, mehr den Charakter eines Cylinderepithels annehmen, während bis dahin der gesamte Dottersack in Cephalothorax und Abdomen, mit Ausnahme der hinteren Mitteldarmanlage, noch einheitlich von flachen Entodermzellen umgeben war. Schon am 13. Tage war durch die Ausbildung der vorderen Aorta und die vom Saugmagen nach dem Rücken ziehenden Muskeln die bis dahin einheitliche vordere Partie des cephalothoracalen Dotters median in zwei seitliche Abschnitte getrennt, welche die Anlagen der Mitteldarmcöca sind. Durch einen ähnlichen Prozeß werden diese immer mehr voneinander geschieden; ihre zuerst sehr weite Verbindung zum Mitteldarm verengt sich so immer mehr; aus dem einheitlichen Dottersack des Cephalothorax sind auf diese Weise jederseits die drei Cöca entstanden, welche gemeinsam in den Mitteldarm einmünden; der noch immer reichlich in ihnen vorhandene Dotter deutet auf ihre Herkunft hin. Ich möchte das S. 5 und 6 Gesagte hier nochmals betonen: daß ich bei eben ausgeschlüpften ebenso wie bei erwachsenen Spinnen ♂ und ♀ nie mehr als drei Paare von Cöca fand. Der vordere Mitteldarm (*s.str*) hat sich inzwischen gleichfalls weiter entwickelt. Wie aus Textfig. 8 hervorgeht, welche von einer jungen Spinne (3 Tage nach dem Verlassen des Eies) stammt, erstreckt sich sein Epithel an diesem Tage schon bis in das Abdomen, und die Verbindung mit dem Vorderdarm ist gleichfalls schon hergestellt; der abdominale Mitteldarm hingegen ist noch nicht fertig entwickelt. Die ventrale Wand der vorderen und hinteren Mitteldarmanlage sind einander schon bedeutend näher gerückt als die dorsalen Wände. Auf Querschnitten durch die mittlere Partie des Abdomens trifft man daher nur ventral ein Darmepithel, welches etwa die Gestalt eines nach der Dorsalseite geöffneten **V** hat.

Indem nun vom 22.—36. Tage die vordere und hintere Mitteldarmanlage immer mehr aufeinander zu wachsen, wird die Verbindung mit den aus dem Dottersack hervorgegangenen Lebersäcken immer mehr eingeschränkt. Aus dem ventralen Dottersack geht der ventrale Leberlappen hervor, der nur durch eine Öffnung mit dem Darm verbunden bleibt, welche dicht hinter dem Eintritt des Darmes in das Abdomen liegt. Auf Textfig. 8 hat die ventrale Wand des vorderen Mitteldarmes diese Stelle schon erreicht, und auch das von der hinteren Anlage nach vorn wachsende Darmepithel ist auf der ventralen Seite auf Textfig. 8 schon fertig entwickelt.

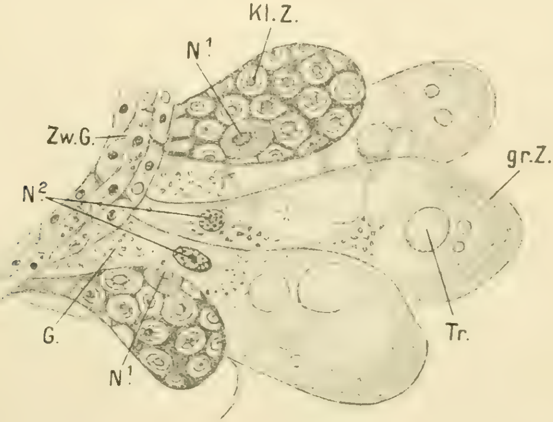
Die Verbindung zwischen dem ventralen Leberlappen und dem Darmrohr wird zwar bei der erwachsenen Spinne, wie aus Textfig. 1 *b* hervorgeht, noch enger als Textfig. 8 zeigt; dieses kommt jedoch nicht durch ein weiteres Wachstum des Darmepithels, sondern dadurch zustande, daß die Öffnung sich durch Einschnürung von hinten her verengt, wobei das angrenzende Epithel des Lebersackes in die Bildung der auf die Öffnung folgenden ventralen Darmwand eingeht; in ganz entsprechender Weise geht aus der dorsalen Partie des Dottersackes der dorsale Leberlappen hervor, mit dem Unterschied, daß bei der Verengung seiner Öffnung, die vor derselben liegende dorsale Darmwand aus dem Leberepithel gebildet wird. Auf diese Weise kommt es, daß das zwischen den Einmündungen des ventralen und dorsalen Lebersackes liegende Darmrohr aus einem Epithel besteht, welches den Bau des Leberepithels besitzt (s. Textfig. 1 *b* u. 2 *Dr*). Hinter der Einmündung des dorsalen Sackes nimmt der Mitteldarm dann wieder seinen ursprünglichen Bau an und verläuft in schräger Richtung zum After.

Plateau beschreibt weder den ventralen Leberlappen, noch kennt er die drüsige Beschaffenheit des zwischen den Einmündungen der Leberlappen liegenden Darmabschnittes. Auch seine Meinung, daß der dorsale Leberlappen durch drei Öffnungen jederseits mit dem Darm in Verbindung steht, ist nicht richtig; daß meine Ergebnisse nicht vereinzelt dastehen, geht schon daraus hervor, daß die von mir geschilderten Verhältnisse nach Bertkau (84) auch bei andern Spinnen sich in ganz ähnlicher Weise finden. Bertkau gibt eine Abbildung von *Artanes*, welche sowohl die drüsige Beschaffenheit des vorderen abdominalen Mitteldarmabschnittes, als auch den ventralen Leberlappen sehr ähnlich dem von *Argyroneta* darstellt. Die Verbindung mit der dorsalen Lebermasse hingegen stimmt mit den Verhältnissen von *Argyroneta* nicht überein.

Die Leberlappen selbst sind, wie früher bemerkt, aus den auf der Peripherie des Dotters gelegenen Entodermzellen entstanden, welche etwa am 15. Tage eine geschlossene Zelllage bilden, und indem diese Zellen von gewissen Stellen aus ins Innere wachsen, entsteht aus dem einheitlichen Dottersack des Abdomens ein vielfach gelapptes Organ. Der ventrale Lappen isoliert sich am meisten und ist bei *Argyroneta* durch einen Blutsinus und die Spinndrüsen, bei der erwachsenen Spinne auch durch die Geschlechtsorgane vom Mitteldarm getrennt (s. Textfig. 8 *v.L*). Die dorsale Lebermasse bleibt ein einheitliches Gebilde; eine mittlere Längsfurche, welche die Leber äußerlich in eine rechte und linke Hälfte teilt, entsteht durch Einlagerung des Herzens (Textfig. 2 *H.F*); ferner entstehen durch Einwachsen der äußeren Wandungszellen oralwärts zwei große Lappen (Textfig. 2 *v.s.L*) und analwärts ein medianer und zwei seitliche Lappen (s. Textfig. 2 *h.m.L* u. *h.s.L*).

Die Seitenlappen verdecken nicht nur dorsal, sondern auch seitlich die übrigen Organe des Abdomens und krümmen sich auch ventralwärts um. Das Innere der Leber ist noch weiter in Abschnitte geschieden, die äußerlich nicht wahrzunehmen sind. weil ein mesodermales Gewebe, das von dem splanchnischen Blatt des Cöloms stammt, die Räume zwischen den einzelnen Läppchen so vollständig ausfüllt, daß die Leber äußerlich nur wenig gegliedert erscheint.

Die Ausbildung der Leberzellen, d. h. ihre Umwandlung in große Drüsenzellen, beginnt etwa am 27. Tage und ist erst beendet, wenn aller Dotter verschwunden ist, also ungefähr am 36. Tage. Das Epithel der Leber (s. Textfig. 12) besteht aus zweierlei Zellen, die sich vor allem durch ihre verschiedene Größe und innere Struktur unterscheiden, während sie in ihrer Gestalt einander recht ähnlich sind. Charakteristisch für beide Arten von Zellen ist, daß sie flaschen- bis schlauchförmige Gestalt haben und sich an der Basis stark verengen. Die größeren von ihnen ragen weit in das Lumen der Lebersäckchen hinein, die kleineren werden von ihnen weit überragt und reichen zum Teil gar nicht bis an das Lumen heran.



Textfig. 12.

Ein Stück des Leberepithels 440mal vergr. Färbung Hämalaun v. Gieson. *G*. Guaninkristalle; N^1. Kerne der kleinen Zellen (*Kl.Z*); N^2. Kerne der großen Zellen (*gr.Z*); *Zw.G*. mesodermales Zwischengewebe der Leber.

Die kleineren Zellen (Textfig. 12 *kl.Z*) haben ein grob vacuoläres Plasma, das sich mit Hämalaun lebhaft färbt; in den Vacuolen sind runde Körper enthalten, deren Centrum sich mit Säurefuchsin färbt, während der periphere Teil stark lichtbrechend ist; ich halte diese Körper für Fermenttröpfchen. Der relativ große Kern N^1 liegt wandständig, er ist von feinwabiger Struktur und länglichrunder Gestalt, und liegt gleichfalls in einer Vacuole des Plasmas; er enthält einen großen Nucleolus.

Der Kern N^2 der großen Zellen (*gr. Z*) liegt nahe der Basis; er ist im Verhältnis klein, rund bis oval, gleichfalls wabig gebaut, die einzelnen Waben sind jedoch gröber, und in ihren Knotenpunkten sind Chromatinkörnchen eingelagert. Das Plasma dieser Zellen ist von sehr feiner Struktur und sehr wenig färbbar; man findet in ihnen große, stark lichtbrechende Tropfen (*Tr*) von 12 bis mehr μ Durchmesser und außerdem kleine Kriställchen (*G*); ich glaube daß diese Zellen die eigentlichen Excretträger sind (die Kristalle, welche sie enthalten, sind nach den neuesten Untersuchungen von FAUSSEK Guanin), während die kleineren Zellen, meiner Ansicht nach, die eigentlichen Drüsenzellen darstellen. Auch hierüber möchte ich mir weitere Untersuchungen vorbehalten und dann auch auf die diesbezüglichen Arbeiten von BERTKAU, FAUSSEK usw. näher eingehen.

Die Fertigstellung des Darmapparates und seine völlige Funktionsfähigkeit tritt also erst zu einer Zeit ein, wenn die Spinne ihre Eihülle schon längere Zeit, ja nahezu 2 Wochen, verlassen hat und ist ermöglicht durch den noch immer vorhandenen Dotter, welcher der Spinne in dieser Zeit als Nahrung dient; es ist bemerkenswert, daß die Cloakalblase der Spinne schon in dieser Zeit mit kleinen körnigen Excretstoffen erfüllt ist, welche auch FAUSSEK (09) an Embryonen von Spinnen fand und als Guanin festgestellt hat. Daß die Cloakalblase sowohl den durch den Darm als den durch die MALPIGHIschen Gefäße nach außen zu befördernden Stoffen als Reservoir dient, unterliegt wohl kaum einem Zweifel, und es scheint mir daher auch der Name Cloakalblase oder Cloakalsack geeigneter als der bisher übliche »Rectalblase«, welcher auf eine Zugehörigkeit zum Rectum hindeutet, die tatsächlich nicht vorhanden ist.

Ich habe nicht die Absicht, am Schlusse dieser Abhandlung, auf Grund der Resultate von Untersuchungen, die am Organsystem einer einzigen Species gewonnen wurden, mich in weitgehende phylogenetische Spekulationen einzulassen.

Ich möchte nur darauf hinweisen, daß die schon von verschiedenen Seiten (KORSCHELT und HEIDER, J. WAGNER und LOHMANN) ausgesprochene Vermutung, die MALPIGHIschen Gefäße der Spinnen seien den beiden Drüsenschläuchen, welche in den hinteren Mitteldarm einiger Amphipoden einmünden, an die Seite zu stellen, als sehr wahrscheinlich erscheint.

Betrachten wir Taf. LII, Fig. 24 der großen Monographie, welche Della Valle über die Amphipoden des Golfes von Neapel geschrieben hat, so sehen wir, daß bei einer jungen *Orchestria Deshayesii* die »ciechi posteriori« aus dem hinteren Mitteldarm hervorgehen, ehe derselbe mit dem Enddarm in Verbindung tritt. Eine Homologie dieser Organe mit den Malpighischen Gefäßen der Spinnen scheint mir daher außer Zweifel, wenn auch ihre physiologischen Funktionen, soweit dieselben bis jetzt bekannt sind, verschieden zu sein scheinen.

Heidelberg, Weihnachten 1909.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

73. M. Balbiani, Mémoire sur le développement des Araneides. Ann. Sc. Nat. Zool. 5 Sér. Vol. XVIII. 1873.

80. F. M. Balfour, Notes on the development of the Araneinea. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XX. 1880.

77. J. Barrois, Recherches sur le développement des Araignées. Journ. Anat. Physiol. norm. et path. de l'homme etc. Paris 1877.

84. Ph. Bertkau, Über den Bau und die Funktion der sogenannten Leber bei den Spinnen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.

85. — Über den Verdauungsapparat der Spinnen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV. 1885.

01. J. E. V. Boas, Lehrbuch der Zoologie. 3. Aufl. Jena 1901.

95. A. Brauer, Beitr. zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. Diese Zeitschr. 1895.

09. Cambridge Natural History, Warburton, C. Arachnida. London 1909.

62. E. Claparède, Recherches sur l'évolution des Araignées. Naturk. Verhandl. Prov. Utrescht Genootsch. Kunst. Wiss. Deel I. Stück 1. Utrecht 1862.

05. Claus-Grobben, Siebente neu bearbeitete Auflage des Lehrbuchs von Claus. Marburg 1905.

36—46. G. Cuvier, Le règne animal distribué d'après son organisation. Les Arachnides par Dugès et Milne Edwards. Paris 1836—46.

93. Della Valle, I Gammarini del Golfo di Napoli. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. Monogr. 20. Berlin 1893.

09. W. Faussek, Über Guaninablagerung bei Spinnen. Zool. Anz. Bd. XXXV. Abb. hierzu: Mémoires de l'Académie des Sciences de St. Pétersbourg. Nr. 24. 1909.

02. A. Goette, Lehrbuch der Zoologie. Leipzig 1902.

42. E. Grube, Einige Resultate aus Untersuchungen über die Anatomie der Araneiden. Müllers Archiv 1842.

07. R. Hertwig, Lehrbuch der Zoologie. Achte Auflage. Jena 1907.

91. K. Kishinouye, On the development of Araneina. Journ. of the Coll. of Science Imp. Univ. Tokyo. Vol. IV. P. 1.

90. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1890.

94. A. Lang, Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere. Jena 1894.

86. W. A. Locy, Observations on the development of Agelena naevia. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harv. Coll. Vol. XII. 1886.

85—87. J. C. Lomann, Über die morph. Bedeutung der sogenannten Malpighischen Gefäße der echten Spinnen. Tydschrift der Nederl. Dierk. Vereen. 2 Ser. Deel I. 1885—87.

* Mitrophanoff, Sur l'Anatomie de l'Argyronete aquatique. Mém. de la soc. Imp. des amis des Sc. Nat. T. XXXVII. Moskau.

08. T. H. Montgomery, On the Morphology of the excretory organs of Metazoa a critical review. Amer. Philos. Society. Vol. XLVII. 1908.

86—87. J. Morin, Zur Entwicklungsgeschichte der Spinnen. Biol. Centralblatt. Bd. VI. 1886—87.

88. J. Morin, Studien über die Entwicklung der Spinnen (russisch). Mém. de la soc. nat. de la Nouvelle-Russie. Bd. XIII. Odessa 1888.

03. P. Pappenheim, Beitr. zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Dolomedes fimbriatus, mit bes. Berücksichtigung der Bildung des Gehirns und der Augen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. 1903.

67. F. Plateau, Observations sur l'Argyronete aquatique. Ann. d. sc. nat. 5ième série. 1867. Bd. VII.

77. — Recherches sur la structure de l'appareil digestif et sur les phenomènes de la digestion chez les Araneides dipneumones. Bull. de Roy. Belg. (2) 44. 1877.

87. W. Schimkewitsch, Etude sur le développement des Araignées. Arch. Biol. Bd. VI. 1887.

98 — Über die Entwicklung des Darmkanals einiger Arachniden. Trav. de la Soc. imp. de Nat. de St.-Pétersbourg. Bd. XXIX. 1898.

06. — Über die Entwicklung von Telyphonus caudatus, verglichen mit derjenigen einiger andrer Arachniden. Diese Zeitschr. Bd. LXXXI. 1906.

94. J. Wagner, Über die Stellung der Acarinen, die sog. Malpighischen Gefäße und die Atmungsorgane der Arachniden. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXII. N. F. 1894.

08. P. Wallstabe, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Araneinen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XXVI. 1908.

46. A. Wasmann, Beiträge zur Anatomie der Spinnen. Abhandlungen aus d. Gebiete der Naturw. herausgeg. von dem naturw. Ver. Hamburg. Bd. I. 1846.

---

* Diese Arbeit war mir trotz vieler Bemühungen nicht zugänglich.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Argyroneta aquatica*. Sie sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat in der Höhe des Objekttisches entworfen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

A, Anus;
B.G, Bauchganglienkette;
Bl, Blutzellen;
B'st, Blastodermzellen;
Cl.S, Cloakalsack (Cloakalblase);
C.L, Caudallappen;
D, Dotter;
Dz, Dotterzellen;
E, Epithelzellen;
Ect, Ectoderm;
End.D, Enddarm;
Ent, Entoderm;
E.St, Entosternit;
H.Md, hinterer Mitteldarm *s.str*;
H.Md.A, hintere Mitteldarmanlage;
M, Muskelzellen;
M.C, Mitteldarmcöca;
Mes, Mesoderm;
Mpg, Malpighische Gefäße;
N, Nervensystem;
S, Somiten;
Spl, Splanchnisches Blatt;
St, Stomodäum;
T, Tracheen;
v.Bl.S, ventraler Blutsinus.

Tafel I.

Fig. 1. Medianer Sagittalschnitt durch das Caudalende eines 8—9 tägigen Embryos, s. auch Textfig. 3 *a* u. *b*. Ectoderm in lebhafter Teilung; auch die Entodermzellen zeigen Teilungsstadien. Fixierung: Gilsonsche Flüssigkeit. Färbung: Boraxkarmin, Blochmann. Schnittdicke 5 μ. Vergr. Oc. 1. Obj. DD. = 175 ×.

Fig. 2. Querschnitt durch den Caudallappen ($9^1/_2$ Tage alt), die Schnittrichtung entspricht der Linie *a*—*b* auf Textfig. 11. Rechts und links unter dem Ectoderm des Caudallappens sind die Enden der letzten Ursegmente (*Us*) getroffen und in der Mitte die Mitteldarmanlage (*h.Md.A*). Fixierung: Gilson heiß. Färbung nach Weigert und Säurefuchsin. Schnittdicke $7^1/_2$ μ. Vergr. Oc. 1. Obj. DD. = 175 ×.

Fig. 3. Medianer Sagittalschnitt durch den Caudallappen (9—10 Tage alt). Buchstabenerklärung s. oben. Fixierung: Gilson heiß. Färbung: Boraxkarmin Blochmann. Schnittdicke $7^1/_2$ μ. Vergr. Oc. 1. Obj. DD. = 175 ×.

Fig. 3*a*. Oralende des gleichen Schnittes. s. auch Textfig. 4. Totalabbildung des gleichen Schnittes.

Fig. 4. Medianer Sagittalschnitt durch den Caudallappen (10 Tage und einige Stunden alt). Fixierung: Gilson heiß. Färbung: Weigert, van Gieson. Schnittdicke 5 μ. Vergr. wie vor.

Fig. 5. Medianer Sagittalschnitt durch das Caudalende ($10^1/_2$ Tage alt). Erste Andeutung des ectodermalen Enddarmes *A*. Fixierung: Carnoysche Flüssigkeit. Färbung: Weigert. Schnittdicke 5 μ. Vergr. wie vor. Siehe auch Totalabbildung des gleichen Schnittes Textfig. 5.

Fig. 6. Medianer Sagittalschnitt durch das Caudalende ($11^1/_2$ Tage alt).

s. Textfig. 6. Fixierung: Pikrinschwefelsäure. Färbung: Boraxkarmin, Blochmann. Schnittdicke 5 μ. Vergr. wie vor.

Fig. 7. Medianer Sagittalschnitt durch das Caudalende ($12^1/_2$ Tage alt). Fixierung: Flemming. Färbung: Safranin, Blochmann. Schnittdicke 5 μ. Vergr. wie vor.

Fig. 7*a*. Horizontaler Längsschnitt durch das Caudalende ($12^1/_2$ Tage alt). Erste Anlage der Malpighischen Gefäße. Die Schnittrichtung entspricht der Linie *a*—*b* Fig. 7. Fixierung: Carnoysche Flüssigkeit. Färbung: Safranin, Blochmann. Schnittdicke 5 μ. Vergr. wie vor.

Fig. 8. Medianer Sagittalschnitt durch das Analende ($13^3/_4$ Tage alt). Totalabbildung des Nachbarschnittes s. Textfig. 7. Der punktierte Kreis (*M*) gibt die Stelle an, an der die Malpighischen Gefäße abgehen. Fixierung: Gilson. Färbung: Boraxkarmin. Schnittdicke $7^1/_2$ μ. Vergr. wie früher.

Fig. 8*a*. Horizontaler Schnitt durch eine hintere Darmanlage gleichen Alters; dieser Schnitt verläuft senkrecht zur Ebene des Papiers in der Linie *a*—*b* der Fig. 8. (Der Schnitt ist rechts etwas zerrissen.) Fixierung: Flemming. Färbung: Safranin, Blochmann. Schnittdicke 5 μ. Vergr. wie vor.

Fig. 9. Medianer Sagittalschnitt durch das Caudalende (16 Tage alt). Fixierung: Gilson. Färbung: Boraxkarmin, Blochmann. Schnittdicke 6 μ. Vergr. wie vor.

Fig. 10. Medianer Sagittalschnitt durch das Caudalende ($17^1/_2$ Tage alt). Fixierung: Gilson. Färbung: Weigert, v. Gieson. Schnittdicke 5 μ. Vergr. wie vor.

Fig. 11. Stück der dorsalen Körperwand eines Embryos vom 9. bis 10. Tage. *Ect*, Ectodermzellen der dorsalen Körperwand.

Fig. 12. Querschnitt durch den Darm einer jungen Spinne. 27 Tage alt, d. h. 7 Tage nach dem Verlassen des Eies. Fixierung: Carnoy. Färbung: Hämalaun (nach Mayer) und v. Gieson. Schnittdicke 5 μ. Vergr. wie vor. *v*, ventral; *d*, dorsal.

a. Schnitt durch den Oesophagus bei seinem Austritt aus dem Schlundring. Textfig. 1 *L.a*—*a*. Die Cöca sind aus Mangel an Platz fortgelassen.

b. Querschnitt durch den Saugmagen (Textfig. 1 *L. b*—*b*). *E*, Epithelzellen; *R.M*, Ringmuskeln; *v.M*, ventrale Muskeln, welche zum Entosternit (*E. St*) gehen; *d.M*, dorsale Muskeln; *M.C*, Querschnitt durch die Hauptstämme der Mitteldarmcöca.

c. Querschnitt durch den vorderen Mitteldarm an der Stelle, wo die Hauptstämme der Cöca sich abzweigen. ventral und dorsal von den Tracheen (*T*.) begleitet. (Textfig. 1 L. *c*—*c*).

d. Desgl. hinter der Einmündung der Cöca (Textfig. 1 L. *d*—*d*).

e. Desgl. auf dem Verbindungsstück zwischen Cephalothorax und Abdomen. Der Darm ist ganz von Tracheen umsponnen (Textfig. 1 L. *e*—*e*).

f. Desgl. kurz nach dem Eintritt in das Abdomen (Textfig. 1 L. *f*—*f*).

g. Hinterer Mitteldarm, ventrale Hälfte des Cloakalsackes (bis Linie *a*—*b*. Fig. 12 *m*). *Mpg*, Malpighische Gefäße; *H.Md*, Hinterer Mitteldarm.

h. Drei Schnitte nach *g*. Mitteldarmlumen getrennt von Cloakalsack, aber äußerlich verbunden; links Malpighisches Gefäß in Verbindung mit dem Mitteldarm.

i. Vierter Schnitt nach *h.* Mitteldarmlumen getrennt vom Cloakalsack, aber äußerlich verbunden; links MALPIGHIsches Gefäß in Verbindung mit dem Mitteldarm.

k. Dritter Schnitt nach *i.* Einmündung des Mitteldarmes und des linken MALPIGHIschen Gefäßes in den Cloakalsack.

l. Nächster Schnitt. Cloakalsack, Mitteldarm und MALPIGHIsche Gefäße kommunizieren miteinander.

m. Vierter Schnitt nach *l.* Querschnitt durch den Cloakalsack, der ventral schon in einen Zipfel ausgezogen ist; an der Stelle, die in den Mitteldarm übergeht. Im Innern Excretstoffe (*Excst*). Außen von dünnen Ringmuskeln umgeben.

n. Siebenter Schnitt nach *m.* Querschnitt durch den Cloakalsack zwischen der Einmündung des Enddarmes und Mitteldarmes; die dünnen Ringmuskeln (*R.M*) und die bündelförmig angeordneten Längsmuskeln (*L.M*) sind zu sehen.

o. Dritter Schnitt nach *n.* Engste Stelle des Cloakalsackes, dicht vor dem Übergang in den Enddarm.

p. Zweiter Schnitt nach *o.* Dorsal ist noch der Cloakalsack (*Cls.W*); ventral der Enddarm getroffen.

q. Dritter Schnitt nach *p.* Querschnitt durch den Enddarm, Umriß dreieckig, Lumen eng in drei gleichmäßige Zipfel ausgezogen.

r. Zweiter Schnitt nach *q.* Die dorsalen Zipfel haben sich ventralwärts ausgezogen; der ventrale Zipfel ist auch bedeutend in die Länge gezogen. Lumen eng.

s. Querschnitt nahe dem After, dorsal gehen zwei Muskelbündel (*d.M*) zur Körperwand.

Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Copulationsorgane einiger Spinnen.

Von

Victor v. Engelhardt
aus Alexandropol.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Leipzig.)

Mit 49 Figuren im Text und Tafel II.

Inhaltsverzeichnis.

Seite
Einleitung: Geschichtlicher Abriß der Kenntnis der Copulationsorgane der Spinnen, Konservierung und Technik . . . 32
A. Der allgemeine Bau des weiblichen Copulationsapparates der Spinnen 36
B. Der Bau und die Funktionen der weiblichen Copulationsorgane bei den Vertretern einzelner Familien . . . 39
1. Euetrioidae Thor. . . . 39
2. Uloboroidae Thor. . . . 43
3. Tetragnathoidae Thor. . . . 45
4. Theridioidae Thor . . . 57
5. Agalenoidae Thor . . . 79
6. Dysderoidae Thor . . . 84
7. Drassoidae Thor . . . 89
8 Misumenoidae Thor . . . 110
Schluß: Hauptergebnisse . . . 113
Literaturverzeichnis . . . 115
Erklärung der Abbildungen . . . 116

Einleitung.

Das Geschlechtsleben der Araneiden oder echten Spinnen hat schon von alters her die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich gezogen. Das feindliche Verhalten des Weibchens bei den Copulationsversuchen des Männchens, die ungewöhnliche Lagestellung der beiden Geschlechter bei der Copulation und der sehr komplizierte Bau der Copulationsorgane sind so absonderlich, so von den andrer Arthropoden abweichend, daß diese Verhältnisse mit Vorliebe von zahlreichen Forschern behandelt wurden. Während man aber genau die Art und Weise der Copulation, die Lagestellung der beiden Geschlechter, die Übertragung des Sperma, Zeitdauer der Copulation usw. beschrieb, ließ man den anatomischen Bau der Organe außer acht, vermittels deren die Copulation vollzogen wird. Wenn wir die gesamte Literatur über Spinnen betrachten, so finden wir, daß weder weibliche noch männliche Copulationsorgane einem hinreichend eingehenden Studium unterworfen sind. Unter die ältesten Arbeiten über Spinnen rechnet man »Continuatio Arcanorum Naturae« (1719) von Leeuwenhoek, »Insektenbelustigungen« (1761) von Rösel und »Abhandlungen zur Geschichte der Insekten« (1783) von Degeer. Nur die Arbeit von Rösel, in welcher sich die vortrefflichen Abbildungen der äußerlichen Copulationsorgane der *Epeira diademata* Cl. finden, sei hier besonders erwähnt. Die beiden andern Abhandlungen behandeln die Lebensweise der Spinnen. Diese drei Arbeiten haben nur einen geringen Wert, wenn man sie mit der Abhandlung von Treviranus (1812) vergleicht, der die ganze Anatomie der Spinnen mit solcher Genauigkeit bearbeitete, daß das Werk noch bis auf den heutigen Tag seine Stellung behauptet. Treviranus beschreibt die weiblichen Copulationsorgane von *Aranea littoralis* Geer. (*Lycosa saccata* Lat.), *Dolomedes mirabilis* (*Pisaura mirabilis* Cl. und *Aranea atrox* = *Tegeneria Guyoni* Geer.). Die Bedeutung der einzelnen Teile der Copulationsorgane ist ihm jedoch unklar geblieben, z. B. hält er die Einführungsgänge der weiblichen Copulationsorgane der *Tegeneria Guyoni* Geer. (*Aranea atrox* Trv.) für »zwei schraubenförmige Knorpel«. Die Abbildungen aber sind so naturgetreu, daß sie in jeder modernen Arbeit Platz finden könnten. In seiner zweiten Arbeit 1816 spricht er über »zwei Schläuche, die inwendig zu beiden Seiten der weiblichen Geburtsöffnung liegen und mit deren Flüssigkeit die Eier begossen werden«. Sehr wahrscheinlich meint er mit diesen Gebilden die Samenbehälter der Spinnen, deren Funktion er schon vermutet hat. Die Arbeit von Treviranus geriet in vollständige Vergessenheit, die späteren Forscher beschreiben einfach den morphologischen Bau der Copulationsorgane, ohne ihre Funktion als solche zu erkennen. Brandt und Ratzeburger beschreiben in ihrer »Medizinische Zoologie« (1829) die Copulationsorgane von *Epeira diademata* Cl., ohne ihre Funktion als solche anzuerkennen, folgendermaßen: »Zwischen und unter den Kiemen liegt beim Weibchen ein Knorpel, der aus einer rundlichen Anschwellung und einem rundlichen, etwas gebogenen, deutlich geringelten Teil besteht.« Das ist alles, was sie über die Copulationsorgane geschrieben haben. Im Jahre 1837 erschien Walckenaers Werk »Insects aptères«.

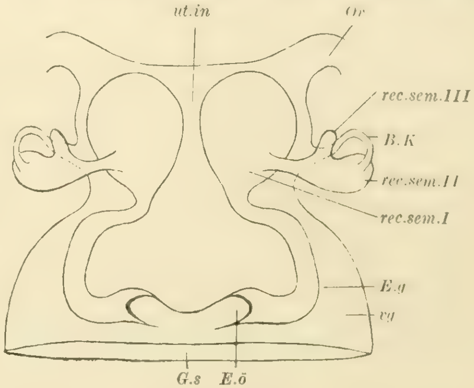
In ihm bezeichnet er die äußeren Teile des weiblichen Copulationsapparates mit dem Namen »epigyne«, einer Benennung, die sich bis jetzt noch erhalten hat. Den anatomischen Bau der Copulationsorgane hat er in seiner Arbeit gar nicht berücksichtigt. Der erste, der sich genau mit dem Bau der Copulationsorgane der Spinnen beschäftigt hat, ist TH. VON SIEBOLD, in seinem »Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere« (1848) spricht er folgendes: »Die Scheide öffnet sich mit einer Querspalte nach außen, nachdem sie Einführungsgänge von zwei nebeneinander liegenden Receptacula seminis aufgenommen hat. Beide Samenbehälter haben birnenförmige Gestalt und bestehen fast immer aus einer hornigen dunkelbraun gefärbten Masse, welche mit der allgemeinen Hautbekleidung dicht verbunden ist und bald einen kurzen, bald einen langen in sich verschlungenen hornigen Ausführungsgang besitzt.« Hier begegnen wir zum erstenmal richtigen Angaben über den Bau der inneren Copulationsorgane der weiblichen Spinnen. HERMANN (1867) beschreibt die männlichen und weiblichen Copulationsorgane von *Epeira quadrata* Walck.; die Beschreibung ist aber ganz oberflächlich und bietet nichts Neues. OHLERT behandelt in der Einleitung seines Werkes »Die Araneiden der Provinz Preußen« (1867) die Anatomie der Spinnen im allgemeinen, ohne jedoch auf die weiblichen Copulationsorgane einzugehen. Eine der bedeutendsten Arbeiten ist die von MENGE: »Preußische Spinnen« (1866/79). In ihr beschreibt er den Bau der männlichen und weiblichen Copulationsorgane der von ihm gesammelten Spinnen. Den Bau der Copulationsorgane führt er als ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal in die Systematik ein. Auf die Ergebnisse der MENGEschen Forschungen werden wir in vorliegender Arbeit noch öfters zurückkommen. Die systematischen Werke von SIMON, KOCH, WESTRING, BÖSENBERG usw. haben für unsre Untersuchungen nicht viel Wert, weil in diesen Arbeiten der Bau der inneren Copulationsorgane gar keine Berücksichtigung gefunden hat. Von den übrigen größeren Arbeiten müssen wir unbedingt noch die von BERTKAU »Über den Generationsapparat der Araneiden« (1875) erwähnen. In dieser Arbeit finden wir besonders ausführlich die inneren Geschlechtsorgane behandelt und auch einige Bemerkungen über die Copulationsapparate verschiedener Spinnenfamilien. In CAMPBELLS Werk "On the pairing of *Tegeneria Guyoni*" (1883) finden wir die Copulationsorgane der *Tegeneria Guyoni* beschrieben und abgebildet. Bei seinen Untersuchungen verwendet er zum erstenmal die Schnittmethode. Auch SCHIMKEWITSCH (1884) untersucht in seiner Arbeit «Etudes sur l'anatomie de l'Epeire» mit Hilfe dieser Methode die weiblichen Copulationsorgane der *Epeira diademata*. Aus neuerer Zeit sind besonders die Arbeiten von DAHL zu erwähnen (1901, 1902, 1904). In ihnen sucht er die Bedeutung der Kenntnis der Copulationsorgane für Systematik und die Korrelation zwischen weiblichen und männlichen Copulationsorganen klar zu legen. In seiner letzten Arbeit »Die Lycosiden oder Wolfspinnen Deutschlands« (1908) finden wir die Copulationsorgane dieser Spinnen beschrieben und abgebildet. Die kleine Arbeit von JÄRVI »Über Morphologie der Lycosiden« (1905/1907) behandelt dasselbe Thema wie DAHL, daher ist die Untersuchung der Copulationsorgane dieser Gattung aus vorliegender Arbeit ausgeschaltet worden, weil ich nur die Resultate der beiden vorhin erwähnten Arbeiten bestätigen konnte. Aus dieser kurzen Übersicht geht klar hervor, daß die Copulationsorgane der Spinnen noch sehr wenig einem eingehenden Studium unterworfen worden sind. Zu diesem Schluß gelangte ich als ich im Winter 1907 im Zoologischen Institut der Universität Leipzig die vorliegende Arbeit in Angriff genommen hatte. Dank der Liebenswürdigkeit meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor CHUN, der mich mit reichlicher Literatur versorgte, war ich in kurzer Zeit imstande, die nötigen Vorkenntnisse für die Arbeit zu gewinnen. Und ich fühle mich verpflichtet, an dieser Stelle Herrn Professor CHUN für seine liebenswürdige Unterstützung meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Herrn Professor ZUR STRASSEN, der mich veranlaßte, die Spinnen einer Untersuchung zu unterwerfen und der stets für meine Arbeit großes Interesse gezeigt hat, verdanke ich viel für seine wertvollen Ratschläge. Ihm sowohl, als Herrn Professor WOLTERECK und Herrn Dr. STECHE, die mich ebenfalls so freundlich bei meiner Arbeit unterstützt haben, bin ich zu großem Dank verpflichtet.

Es sei mir jetzt gestattet, einige Worte über die Untersuchungsmethode beizufügen. Bei den Untersuchungen der Copulationsorgane behandelte ich das Material in folgender Weise. Das Abdomen der frisch getöteten Spinne wurde mit scharfem Messer vom Thorax abgetrennt und 4—6 Stunden in konzentrierter Kalilaugelösung im Thermostat bei 58—60 ° C stehen gelassen. Diese Methode habe ich dem Kochen in Kalilauge vorgezogen, weil durch letzteres die feineren Teile des Copulationsapparates sehr leicht zerstört werden können. Nach flüchtigem Auswaschen wurden die Objekte auf kurze Zeit (5 bis 10 Minuten) in konzentrierte Kongorotlösung (30 %iger Alkohol) oder entsprechende Eosinlösung gebracht. Durch diese beiden Farben wird das Chitin, aus welchem die Copulationsorgane bestehen, sehr gut gefärbt. Nach aufsteigender Überführung bis zum 100 %igen Alkohol wurden die Präparate im Nelkenöl aufgehellt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Die zum Schneiden bestimmten Objekte wurden nach üblicher Methode in Formol Alkohol-Essigsäure (4 %iges Formol 40 Teile, 96 %iger Alkohol 55 Teile und Essigsäure 5 Teile) konserviert. Diese Konservierungsflüssigkeit gab sehr gute histologische Bilder. Wegen außerordentlicher Stärke und Härte des Chitins war es schwer, eine lückenlose Schnittserie herzustellen. Die in Kollodiumparaffin eingebetteten Präparate haben die besten Resultate ergeben, besonders wenn man beim Schneiden Mastixkollodium zum Bestreichen der Schnittfläche anwandte. Als Farben habe ich Hämatoxylin HEIDENHAIN oder EHRLICH in Verbindung mit Eosin benutzt, was eine sehr gute Doppelfärbung erzielt. Auch die andern Farbstoffe, wie z. B. Hämalaun, Boraxkarmin, Säurekarmin in Verbindung mit Orange G, Kongorot, Pikrinsäure und andre gaben zuweilen sehr gute Bilder.

A. Der allgemeine Bau des weiblichen Copulationsapparates der Spinnen.

Bevor ich zur Beschreibung der Copulationsorgane bei den Vertretern der einzelnen Spinnenfamilien übergehe, werde ich noch einige Worte über den Bau und über die wichtigsten Bestandteile der weiblichen Copulationsorgane im allgemeinen vorausschicken. Dazu werde ich die Arbeiten von BERTKAU, MENGE, SCHIMKEWITSCH, DAHL u. a verwenden und mit den Ergebnissen meiner eignen Untersuchungen ergänzen, soweit es nötig sein wird, um das Verständnis für den speziellen Teil zu erleichtern.

Die beste Definition des Begriffes der weiblichen Copulationsorgane gibt uns JÄRVI (1905/07). Er versteht unter den weiblichen Vaginal- oder Copulationsorganen alle Teile und Derivate der weiblichen Geschlechtsausführungsgänge, welche während der Copulation mit den männlichen Paarungsorganen in Berührung kommen. Nach der Lage der weiblichen Copulationsorgane können wir leicht die äußeren und die inneren unterscheiden. Unter den äußeren Copulationsorganen versteht man gewöhnlich alle die Umbildungen der die Genitalspalte umgebenden chitinösen Körperbekleidung, die in Gestalt hornartiger Wülste, Stachel, Nägel usw. um oder über der Spalte zur Ausbildung kommen, kurz, alles das, was MENGE als »Schloß« (claustrum), WALCKENAER als »epigyne« bezeichnet. Über den hohen systematischen Wert dieser Teile äußern sich BERTKAU, MENGE, DAHL u. a., und Abbildungen der äußeren Copulationsorgane finden wir in jedem systematischen Werk über Spinnen. Für uns aber sind die inneren Copulationsorgane von viel größerer Bedeutung (Textfig. 1). Die inneren Copulationsorgane bestehen immer aus einer Scheide (Vagina, *vg*) oder Uterus externus, aus einem Uterus internus (*ut.in*), d. h. dem erweiterten Teil der beiden vereinigten Oviducte (*ov*), aus den Samenbehältern (Receptacula seminis) und den zu diesen führenden Einführungsgängen (*Eg*). Was die Vagina und den Uterus internus anbetrifft, so bieten sie nichts eigentümliches. Die Vagina ist eine ins Innere des Körpers eingestülpte, mit zartem Chitin ausgekleidete und von oben nach unten abgeplattete Tasche, in diese münden die beiden vereinigten und sich zum Uterus internus erweiternden Oviducte (*ov*) ein. Zum Unterschied von der Vagina besitzt der Uterus internus kein Chitin, und seine Wand besteht aus cylindrischem Epithel, welches dem der Ovarien gleicht. Viel interessanter ist die Lage und der Bau der Einführungsgänge und der Samenbehälter. Bei den meisten Spinnen münden die Einführungsgänge ganz offen dicht vor der Genitalspalte nach außen aus, entweder voneinander getrennt oder in einer grubenförmigen Vertiefung, wie dies z. B. bei den Theridien der Fall ist. Bei wenigen Spinnengattungen findet man übrigens die Einführungsgänge tief in der Vagina gelegen, so daß wir in diesem Falle die Einführungsgänge als Derivate der Scheide ansehen können (*Atypus*, *Segestria*). In beiden Fällen enden die Einführungsgänge nach kurzem oder kompliziertem Verlauf unter Bildung meist kugeliger oder ovaler Blasen, welche die Samenbehälter darstellen. Die Zahl der Samenbehälter ist sehr verschieden: meist sind jedoch zwei vorhanden, selten finden wir vier oder sechs, bei *Atypus* sogar 28. Bei *Tetragnatha* haben wir drei, bei *Segestria* fünf Samenbehälter. Bei den Spinnen, die vier oder sechs Samenbehälter besitzen, ist man gezwungen, zum besseren Unterscheiden die Begriffe der »primären«,



Textfig. 1.

Schema eines kompliziert gebauten weiblichen Copulationsapparates. *vg*, Vagina; *G.s*, Genitalspalte; *E.g*, Einführungsgang; *E.ö*, Einführungsöffnung; *B.K*, Befruchtungskanal. *ut.in*, Uterus internus; *Or*, Oviducte; *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.II*, sekundärer u. *rec.sem.III*, tertiärer Samenbehälter.

»sekundären« und »tertiären« Samenbehälter einzuführen. Unter den primären Samenbehältern (*rec.sem.I*) verstehen wir solche, die unmittelbar mit den Einführungsgängen kommunizieren, unter sekundären (*rec.sem.II*) verstehen wir diejenigen, welche durch eigne Gänge mit den primären in Verbindung stehen, tertiäre Samenbehälter (*rec.sem.III*) endlich sind solche, welche mit den sekundären kommunizieren. Nach der Zahl der Samenbehälter wird, wie wir bald sehen werdne, der Bau der inneren Copulationsorgane immer komplizierter. Bei vielen *Theridium*-Arten hat schon Bertkau (1875) gefunden, daß von den Samenbehältern chitinöse Gebilde ausgehen, die, wie er sagt, entweder feinere Gänge oder solide Balken darstellen. Wenn das erstere der Fall wäre, würden sie zum Zwecke der Befruchtung der Eier dienen. Auf Grund vorliegender Untersuchungen gelang es mir folgendes festzustellen. Bei vielen, wahrscheinlich bei allen *Theridium*-Arten, bei Clubioniden, *Agalena*, *Tibellus*, *Philodromus* und gewiß noch bei vielen andern Gattungen gehen von den Samenbehältern feinere Kanäle aus, welche in eine Erweiterung zwischen dem Uterus internus und der Vagina einmünden und zum Zwecke der inneren Befruchtung der Eier bestimmt sind. Daher werde ich sie als »Befruchtungskanäle« (*B.K*) bezeichnen. Die Annahme, daß diese Kanäle zur Befruchtung der Eier die Spermaelemente aus den Samenbehältern ins Innere des Vaginalraumes ergießen können, wird hauptsächlich dadurch bestätigt, daß ich in diesen Kanälen, und oft sogar im Uterus internus, Spermamassen gefunden habe. Diese kurze Darstellung vom Bau der weiblichen Copulationsorgane der Spinnen dürfte für das Verständnis der speziellen Schilderung genügen, und es bleibt uns noch übrig, in wenigen Worten auf die histologische Beschaffenheit der weiblichen Copulationsorgane einzugehen. Die Samenbehälter, Einführungsgänge und Befruchtungskanäle bestehen aus sehr starkem, gelblichbraunem Chitin und sind nach außen von Epithel umgeben, das die Chitinsubstanz ausscheidet (»chitinogene Zellenschicht«, Bertkau). Neben dieser Funktion besitzt dieses Epithel, wie aus den Untersuchungen sich ergab, noch eine andre wichtige, die eines Drüsenepithels, dessen Secret ins Innere der Samenbehälter ausgeschieden wird und vermutlich zur Aufbewahrung und zum Schutz der Samenmassen gegen Austrocknen dient. Auf diesen Umstand wurde ich durch folgende Beobachtung aufmerksam. Die chitinösen Wände der Einführungsgänge und besonders der Samenbehälter sind von feinen Poren durchsetzt, welche aber nicht regelmäßig auf der ganzen Oberfläche verteilt, sondern meist in Gruppen vereinigt sind; an andern Stellen aber ist das Chitin hell und durchsichtig und weist keine Poren auf. Beim Betrachten der Schnittserien bemerkt man, daß das Epithel, wo es den von Poren durchsetzten Stellen der Chitinwand anliegt, aus langgezogenen Zellen besteht, die manchmal mehrschichtig übereinander liegen und den Charakter der Drüsenzellen aufweisen. An den Stellen aber, wo die Chitinwand keine Poren besitzt, sind die Epithelzellen klein, ohne bestimmte Zellgrenzen, und sehen den Hypodermiszellen sehr ähnlich. Die Umwandlung der niedrigen Hypodermisschicht in das hohe Drüsenepithel geht besonders weit bei den kleinen sekundären und tertiären Samenbehältern. Da sie zu klein sind, um bei der Aufnahme der Samenmasse eine Rolle spielen zu können, nehmen sie durch besonders starke Ausbildung des Epithels den Charakter einzelner Drüsen an (*Tibellus*, *Clubiona*, *Agalena* u. a.).

Das ist alles, was ich über den Bau der weiblichen Copulationsorgane der Spinnen zu sagen beabsichtige. Bei der Besprechung der einzelnen Familien werde ich alles ausführlicher behandeln. Es sei mir gestattet, noch zu bemerken, daß vorliegende Arbeit keine systematische sein soll, sondern den anatomischen Bau der weiblichen Copulationsorgane vom morphologischen Standpunkt kennen zu lernen unternimmt.

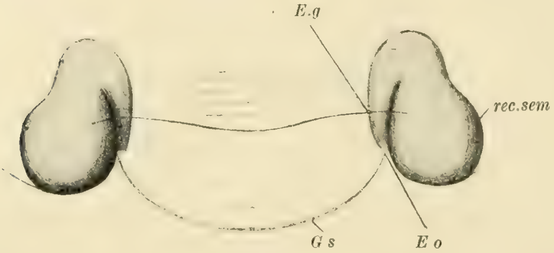
B. Der Bau und die Funktionen der weiblichen Copulationsorgane bei den Vertretern einzelner Familien.

1. Die Familie der Euetrioidae Thor.

Zu der Familie Euetrioidae gehören die Gattungen *Epeira*, *Zilla*, *Meta*, *Cyclosa* u. a. meist große, schön gefärbte Spinnen, die wegen ihrer Größe und Häufigkeit seit längerer Zeit mit Vorliebe untersucht worden sind. Insbesondere wird die Gattung *Epeira* fast von jedem Spinnenforscher untersucht, vielfach sind ihre Copulationsorgane beschrieben und abgebildet worden. Aus diesem Grunde lasse ich diese Gattung beiseite und erlaube mir nur zu erwähnen, daß man sehr gute Beschreibungen und Abbildungen des Copulationsapparates dieser Gattung bei Schimkewitsch (1884), Hermann (1867) und Menge (1866) antrifft. Als Gegenstand vorliegender Untersuchung habe ich aus der Familie der Euetrioidae zwei Gattungen gewählt, *Meta* und *Zilla*, weil bei diesen beiden die Copulationsorgane am einfachsten gebaut sind und zum Verständnis der noch zu erwähnenden oft sehr komplizierten Copulationsorgane der andern Gruppen gute Dienste leisten können. Gehen wir also zur Betrachtung der Copulationsorgane der gewöhnlichen *Meta segmentata* Cl. über.

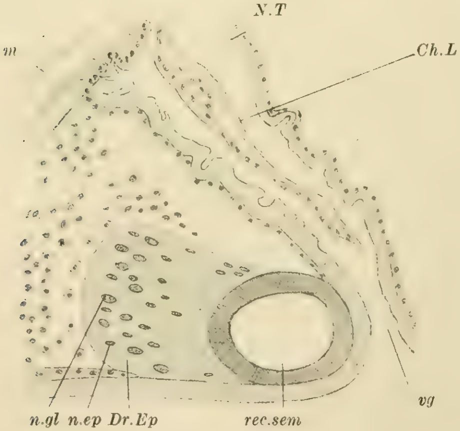
Meta segmentata Cl.

Diese häufigste *Meta*-Art zeigt im Bau ihrer Copulationsorgane ganz einfache Verhältnisse. Verschiedene Forscher wie Menge (1866), Bösenberg (1903), Chyzer und Kulczinsky (1891—1897) geben uns in ihren Werken ganz gute Abbildungen des äußeren Copulationsapparates der *Meta segmentata*. Niemand aber spricht über die im Innern des Körpers liegenden Teile der Copulationsorgane, obwohl diese so einfach gebaut sind, daß sie, von außen betrachtet, schon auf ihren Bau schließen lassen. Textfig. 2 macht uns den ganzen Bau des Copulationsapparates verständlich. Die sehr kurzen Einführungsgänge (*E.g*) mit ihren Einführungsöffnungen (*E.ö*), die an den Seiten der Genitalspalte liegen, führen in die kolbenförmigen, ziemlich großen Samenbehälter ein (*rec.sem*); die »viereckig abgerundete Platte« (Menge), welche den ganzen Copulationsapparat der *Meta segmentata* von außen verdeckt, muß natürlicherweise, um das Bild klar zur Anschauung zu bringen, weggelassen werden. Ebenso einfach wie der Bau der Copulationsorgane, ist auch ihre histologische Beschaffenheit. Auf Textfig. 3 ist ein durch den Samenbehälter gelegter Sagittalschnitt abgebildet. Die innere Wand des Samenbehälters besteht aus starkem gelben Chitin, das von feinen Poren durchsetzt und außen von Epithel überzogen ist. Dieses



Textfig. 2.

Der Copulationsapparat von *Meta segmentata*. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.g*, Einführungsgang; *E.ö*, Einführungsöffnung: *G.s*, Genitalspalte.



Textfig. 3.

Längsschnitt durch den Copulationsapparat von *Meta segmentata*. *rec.sem*, Samenbehälter; *vg*, Vagina; *Dr.Ep*, Drüsenepithel; *n.gl*, Drüsenzellkerne; *n.ep*, Epithelzellkerne: *m*, Muskulatur; *N.T*, Nebentasche; *Ch.L*, Chitinleiste.

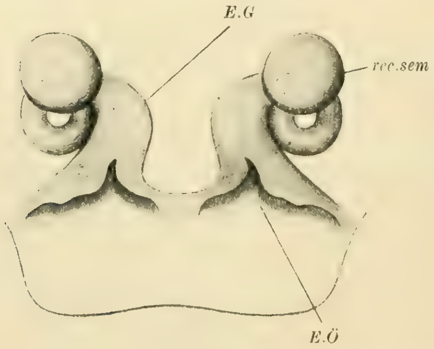
Epithel (*Dr.Ep*) ist viel stärker entwickelt als die Hypodermis des übrigen Körpers. Die langgezogenen Zellen dieses Epithels mit ihrem feinkörnigen Plasma und stark lichtbrechenden Kügelchen lassen schon auf ihre secretorische Funktion schließen. Die Zellgrenzen lassen sich in diesem Epithel kaum nachweisen, wohl aber fällt uns sofort auf, daß in dem Epithel Zellkerne von ganz verschiedener Größe eingebettet sind. Neben den großen, blaßgefärbten, mit wenigen Chromatinkörnchen gefüllten Kernen (*n.gl*) sehen wir kleine, sehr stark gefärbte längliche Kerne (*n.ep*), die im Umkreis der größeren liegen. Übrigens tritt dieses Verhältnis bei *Meta segmentata* nie so stark und deutlich hervor, wie bei *Cyclosa conica* (Taf. II, Fig. 1), bei der die kleineren Epithelkerne (*n.ep*) ganz regelmäßig um die größeren Drüsenkerne (*n.gl*) angeordnet sind. Wie man diesen Umstand erklären soll, ist schwer zu sagen. Meiner Meinung nach gehören die größeren Kerne Drüsenzellen, die kleineren Stützzellen an. Die Eigenschaft des Secrets, das von diesen Drüsen abgesondert wird, und seine Bedeutung liegen klar zutage. Es handelt sich wahrscheinlich um ein Secret, welches entweder als Schutzmittel gegen das Vertrocknen der Samenmassen, oder als Nahrungsmedium für Spermaelemente dienen soll, möglicherweise dient es beiden Zwecken. Die andern Teile des Copulationsapparates sind auch in ihrem Bau so einfach, daß sich nicht viel über sie sagen läßt. Die stark abgeplattete Vagina (Textfig. 3 *vg*) wird in der Mitte durch eine flache Chitinleiste (*Ch.L*) in zwei Abteilungen geteilt, von denen die eine als eigentliche Vagina funktioniert, die andre eine Nebentasche darstellt (*N.T*), deren Bedeutung schwer zu ermitteln ist. Diese Nebentasche (bei andern Spinnen können mehrere vorhanden sein) ist eine Ansatzstelle für eine Menge von Muskelbündeln, die besonders in starker Ausdehnung ihrem Ende aufsitzen und die Erweiterung der Vagina während der Eiablage bewirken.

Von andern *Meta*-Arten stand mir nur *Meta Merianae* Scop., und zwar nur ein einziges Exemplar dieser Species zur Verfügung. Die Copulationsorgane dieser Art unterscheiden sich von denjenigen der *Meta segmentata* nur durch ihre Größe, sonst stimmen sie mit denselben der *Meta segmentata* vollkommen überein.

Von der zweiten der Familie der Euetrioiden angehörigen Gattung *Zilla* wurde die größte und am häufigsten vorkommende Species untersucht, nämlich

Zilla X-notata Cl.

Die Copulationsorgane dieser Art sind ebenso einfach gebaut wie diejenigen der *Meta*-Arten. Nach der Beschreibung von Menge (1866), der übrigens meist nur die äußeren Copulationsorgane der Untersuchung unterwarf, besteht »das weibliche Schloß« (Epigyne) der *Zilla X-notata* »aus einem brillenähnlichen gebogenen Grundringe mit zwei kreisrunden Scheibchen und einem lanzettförmigen, flachen, mit zarten Borsten besetzten Stiel«. Aus dieser kurzen Beschreibung können wir sehen, daß Menge nur die äußeren Teile des Copulationsapparates berücksichtigt hat. Über die inneren Copulationsorgane, wie z. B. über die Samentaschen oder Einführungsgänge äußert er sich leider nicht.



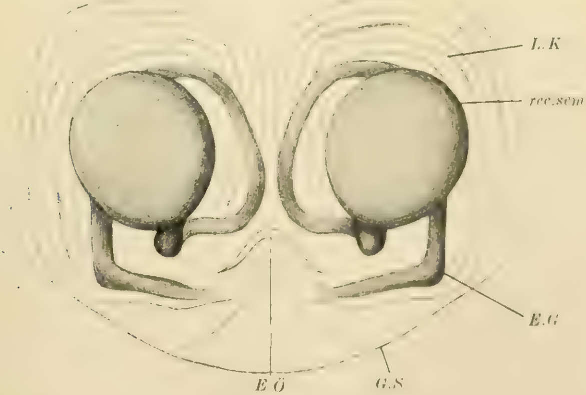
Textfig. 4.

Der Copulationsapparat von *Zilla X-notata*. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *E.Ö*, Einführungsöffnung.

Ein Blick auf Textfig. 4 erläutert den Bau der inneren Copulationsorgane der *Zilla X-notata*. Die Samenbehälter (*rec.sem*) sind paarig, fast kugelrund, und ihr Durchmesser beträgt ungefähr 0,10 mm. Von jedem Samenbehälter geht ein starker Einführungsgang ab (*E.G*), der unter und hinter jedem Samenbehälter eine Schleife beschreibt und, allmählich sich erweiternd, nach außen ausmündet. Der Durchmesser des Einführungsganges beträgt 0,05 bis 0,07 mm. Die Öffnungen der beiden Einführungsgänge liegen zu beiden Seiten der Genitalspalte (Textfig. 4 *E.Ö*). Infolge der großen technischen Schwierigkeiten gelang es mir nicht, eine brauchbare Schnittserie zu bekommen, so daß ich mich auf eine ganz vorübergehende Untersuchung beschränken mußte. Sowohl *Meta* als auch *Zilla* stehen im Bau ihrer Copulationsorgane von den *Epeira*-Arten ziemlich weit entfernt. Während bei allen *Epeira*-Arten die äußeren Copulationsorgane (Epigyne) wohl entwickelt sind, finden wir bei *Meta* und *Zilla* das Gegenteil. Auch wenn man *Meta* und *Zilla* miteinander vergleicht, bemerkt man keine Übereinstimmung im Bau ihrer Copulationsorgane, keine »gemeinsamen Züge«, obwohl diese beiden Gattungen in dem System nebeneinander stehen. Es stellt sich (was im Laufe dieser Arbeit vielmals bestätigt wird) heraus, daß die Copulationsorgane innerhalb einer und derselben Gattung eine unverkennbare weitgehende Homologie der einzelnen Teile zeigen, so daß sie sich auf einen für alle Arten dieser Gattung gemeinsamen Grundplan zurückführen lassen. Die verschiedenen Gattungen einer und derselben Familie sind jedoch im Bau ihrer Copulationsorgane so weit voneinander entfernt, daß man keine gemeinsamen Züge nachweisen kann. Eine Ausnahme bildet in dieser Hinsicht die Familie der Tetragnathoidae, deren beide Gattungen *Tetragnatha* und *Pachygnatha* im Bau ihrer Copulationsorgane vollkommen übereinstimmen. Daher kommt es, daß man sehr leicht die Angehörigkeit einer Art zu irgendwelcher Gattung festzustellen imstande ist, während die Angliederung einer Gattung an eine Familie stets mit viel Schwierigkeiten verbunden ist.

2. Die Familie der Uloboroidae Thor.

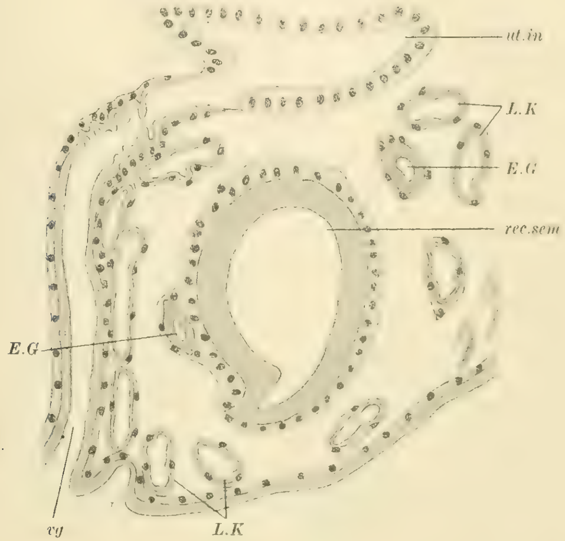
Von den zwei zu dieser Familie gehörigen Arten (Gattungen), *Uloborus* und *Hyptiotes*, fand ich die letztere in der Umgebung von Leipzig in zwei Exemplaren, von denen eines in Schnitte zerlegt wurde. In der Literatur fand ich keine Angaben über den Copulationsapparat des *Hyptiotes paradoxus* C. L. Koch, weder bei MENGE noch bei BERTKAU. CHYZER und KULCZINSKY (1891/1897) und BÖSENBERG (1903) geben die Abbildungen nur von der Epigyne, die bei dieser Art gerade sehr schwach entwickelt ist. Wenn wir zuerst den mit Kalilauge behandelten Copulationsapparat des *Hyptiotes paradoxus* ansehen (Textfig. 5),



Textfig. 5.

Copulationsapparat von *Hyptiotes paradoxus*. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang. *E.Ö*, Einführungsöffnung; *G.S*, Genitalspalte; *L.K*, Luftkanale.

so fällt uns gleich der eigenartige Bau desselben auf. Die langen schmalen Einführungsgänge (*E.G*) münden zu beiden Seiten der Genitalspalte (*G.S*). Von ihrer Einführungsöffnung laufen die beiden Einführungsgänge zuerst der Genitalspalte entlang, dann steigen sie unter fast rechtem Winkel nach vorn auf, krümmen sich, eine bogenförmige Linie beschreibend, nach innen und unten, so daß sie fast miteinander in Berührung kommen. Dann entfernen sie sich wieder voneinander und münden in die großen Samenbehälter ein (Textfig. 5 *rec.sem*), welche einen Teil der Einführungsgänge verdecken. Die Samenbehälter (*rec.sem*) sind sehr groß, fast vollständig kugelrund und lassen, von außen betrachtet, auf nichts Besonderes schließen. Um die Samenbehälter herum bemerken wir bei genauer Betrachtung zarte, bogenförmig parallel verlaufende Linien (Textfig. 5 *L.K*), welche die Samenbehälter von allen Seiten umgeben. Um Wesen und Bedeutung dieser Linien zu verstehen, wenden wir uns jetzt zur Betrachtung der mikroskopischen Bilder. Textfig. 6 stellt einen Sagittalschnitt durch den Copulationsapparat des *Hyptiotes paradoxus* dar. Wir bemerken eine sehr kurze und schmale Vagina (*vg*), die in den Uterus internus hinführt (*ut.in*). Ferner treffen wir den Einführungsgang oder besser gesagt zwei Querschnitte von diesem an (*E.G*). Die zarten, um die Samenbehälter laufenden Linien (Textfig. 5 *L.K*) erscheinen auf dem Schnitt als eine große Anzahl von unregelmäßig angeordneten feinen Kanälen (Textfig. 6 *L.K*), deren Wände aus feinem, durchsichtigen Chitin bestehen. Diese Kanäle sind blind geschlossen, wenigstens konnte ich nie eine Ausmündung nach außen entdecken. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß diese Kanäle miteinander in Verbindung stehen. Die chitinöse Wand dieser Kanäle besteht, wie ich schon vorhin erwähnt habe, aus ganz durchsichtigem homogenen Chitin und läßt keine Poren nachweisen. Das Fehlen der Poren erscheint um so wahrscheinlicher, da nach außen die Chitinwand nur von sehr unansehnlichen Zellen umgeben ist. Ich fand in diesen Kanälen kein Secret, überhaupt keine Spur von irgendwelcher Flüssigkeit. Die Kanäle waren ganz leer, oder, besser gesagt, mit Luft angefüllt, weswegen ich sie als »Luftkanäle« bezeichnen will. Was für Funktionen diese Luftkanäle haben können, ist nicht ganz klar. Es ist möglich, daß die die Samenbehälter umgebende Luftschicht die Wärmeausstrahlung verhindern und eine konstante, für das Sperma nötige Temperatur (im Winter?) unterhalten kann. Diese Frage ist um so schwieriger zu beantworten, weil ich eine derartige Einrichtung bei keiner andern von mir untersuchten Spinnenart vorfand. Ein Vergleich mit der nächststehenden Art *Uloborus* könnte vielleicht einen Blick auf den Zweck und die Funktionen der Luftkanäle werfen, leider aber stand mir kein Exemplar von dieser sehr seltenen Art zur Verfügung.



Textfig. 6.

Längsschnitt durch den Copulationsapparat von *Hyptiotes paradoxus*. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *vg*, Vagina; *L.K*, Luftkanäle; *ut.in*, Uterus internus.

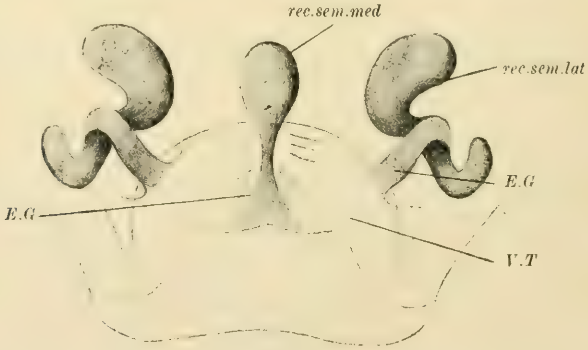
3. Die Familie der Tetragnathoidae Thor.

Die Familie der Tetragnathoidae besteht aus zwei Gattungen, der *Tetragnatha* selbst und der *Pachygnatha*. Wenn wir die Gattung *Tetragnatha* im allgemeinen betrachten, so finden wir, daß sie sich durch den Besitz von drei Samenbehältern von sämtlichen Spinnen auszeichnet, was, soweit ich die Sache erforscht habe, ein konstantes Merkmal für diese Gattung bildet. Menge (1866/1879) hat in seiner Arbeit »Preußische Spinnen« den dritten Samenbehälter übersehen und beschreibt nur zwei seitliche Samenbehälter. Später findet Bertkau bei seinen Untersuchungen den dritten mittleren Samenbehälter. Er schreibt folgendermaßen: »Eine Vereinigung des paarigen mit dem unpaarigen Typus kommt bei der *Tetragnatha* vor, indem hier außer zwei seitlichen Samenbehältern ein kleinerer mittlerer vorkommt.« Als Beweis, daß man es wirklich mit einem Samenbehälter zu tun hat, bringt Bertkau die Tatsache, daß er bei den befruchteten Weibchen denselben stets mit Samenmassen angefüllt gefunden hat. Ein andres überaus wichtiges

Merkmal der Tetragnathoidae besteht darin, daß bei dieser Familie die Samenbehälter nicht direkt nach außen, sondern in die Vagina münden und daher als Derivat der letzteren angesehen werden können. Menge (1866/1879) und Bertkau (1875) haben diese Tatsache konstatiert. Leider gibt Bertkau keine nähere Angabe über die Species, die er untersucht hat, und obwohl alle dieselben nicht besonders voneinander abweichen, findet man doch bei genauer Untersuchung nicht unwesentliche Unterschiede im Bau ihrer Copulationsorgane. In der vorliegenden Arbeit wurden die drei folgenden *Tetragnatha*-Arten untersucht: *Tetragnatha solandri* Scop., *Tetragnatha extensa* Linn., und *Tetragnatha punctipes* West. Mit der *Tetragnatha solandri* wollen wir die Beschreibung beginnen, weil bei dieser Species alle oben geschilderten Bauverhältnisse des Copulationsapparates am deutlichsten hervortreten.

Tetragnatha solandri Scop.

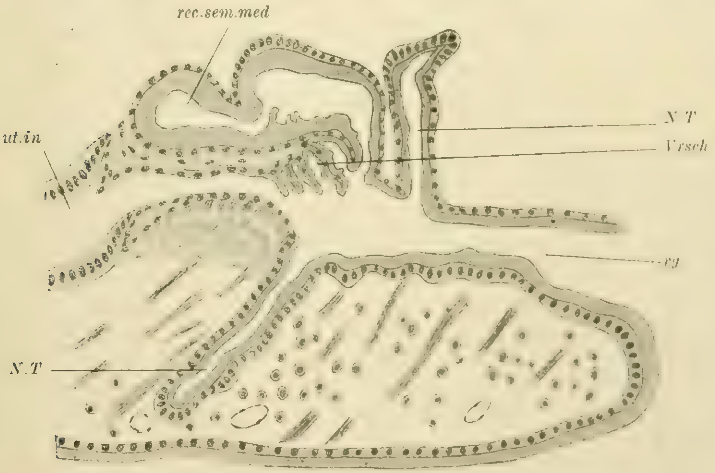
Alles was für die Familie der Tetragnathoidae gilt, gilt auch für *Tetragnatha solandri*. Sie besitzt zwei seitliche (Textfig. 7 *rec.sem.lat*) und einen mittleren (Textfig. 7 *rec.sem.med*) Samenbehälter, welche der oberen Wand der sich zu einer Art Tasche erweiternden Vagina aufsitzen. Diese Tasche ist wahrscheinlich mit der »halbkreisförmigen Tasche« von Bertkau identisch. Ich werde sie im folgenden »Vaginaltasche« nennen (Textfig. 7 *V.T*). Der mittlere Samenbehälter ist bei der *Tetragnatha solandri* am stärksten entwickelt. Er stellt eine ovale birnförmige Blase dar, deren Querdurchmesser 0,05 mm beträgt, während der Längsdurchmesser eine Größe von 0,085 mm besitzt. Die Wand



Textfig. 7.

Copulationsapparat von *Tetragnatha solandri*. *rec.sem.med*, mittlerer Samenbehälter; *rec.sem.lat*, seitlicher Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *V.T*, Vaginaltasche.

des mittleren Samenbehälters besteht aus hellem, durchsichtigen, dichten, für die Secrete undurchlässigen Chitin, dessen Stärke 0,017 mm beträgt. Von außen ist die Chitinwand von einem Epithel umgeben, das aus niedrigen, kaum 0,015 mm langen Zellen besteht. Das Epithel wird wohl kaum secretorische Funktionen besitzen, da das dichte Chitin, wie schon oben gesagt, keine Poren aufweist und für Secrete undurchlässig ist. Durch einen feinen Einführungsgang (Textfig. 7 *E.G*), der beim Übergang in die Vagina sich allmählich erweitert, mündet der mittlere Samenbehälter in die Vaginaltasche ein. Auf dem Sagittalschnitte (Textfig. 8 *rec.sem.med*) kann man ganz gut sehen, wie der mittlere Samenbehälter in folgende Abschnitte zerfällt: den eigentlichen Samenbehälter, eine ovale Blase und einen kurzen Kanal, der sich erweiternd kurz vor und über der Öffnung des Uterus internus in die Vagina einmündet. Die untere Wand des mittleren Samenbehälters liegt in unmittelbarer Nähe von der oberen Uteruswand und bildet an ihrem vorderen Ende fünf parallel nebeneinander laufende Chitinleisten, die ich als »Verschluß« bezeichnen möchte (Textfig. 8 *Vrsch*). Diese Einrichtung spielt meiner Ansicht nach bei der Begattung eine nicht unbedeutende Rolle, indem sie den Uterus internus gegen das Eindringen des männlichen Tasters verschließt, der sonst leicht den zarten, nicht chitinisierten Uterus internus des Weibchens verletzen könnte. Die seitlichen Samenbehälter, die in ihrem Bau

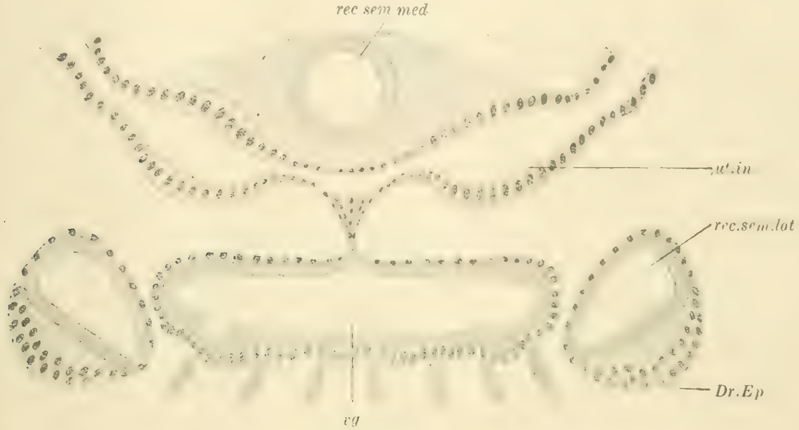


Textfig. 8.

Längsschnitt durch den Copulationsapparat von *Tetragnatha solandri*. *rec.sem.med*, mittlerer Samenbehälter; *vg*, Vagina; *N.T*, Nebentasche; *ut.in*, Uterus internus; *Vrsch*, Verschluß.

viel weiter differenziert sind und dem allgemeinen Typus der Samenbehälter der übrigen Spinnen sich nähern, bestehen aus zwei ziemlich großen ovalen Blasen, die an einem Ende in cylinderartige, hufeisenförmig gebogene Schläuche auslaufen (Textfig. 7 *rec.sem.lat*). Inmitten eines jeden Samenbehälters entspringt ein Einführungsgang (Textfig. 7 *E.G*), der seitlich von der Einmündungsstelle des mittleren Samenbehälters in die Vagina einmündet. Der ovale blasenförmige Abschnitt des seitlichen Samenbehälters stellt den wichtigsten Teil des ganzen Apparates dar, weil dort die größten Samenmassen aufbewahrt werden können. Der Querdurchmesser des ovalen Abschnittes beträgt 0,075 mm, sein Längsdurchmesser 0,116 mm. Der Durchmesser des cylinderartigen Teiles erreicht kaum eine Länge von 0,034 mm. Die Chitinwand der seitlichen Samenbehälter besteht im Gegensatz zu der des mittleren aus zweierlei Chitinmodifikationen. Als Grundsubstanz erscheint die helle durchsichtige homogene Chitinschicht, die keine Spuren von Poren zeigt. Stellenweise aber tritt das gelbe poröse Chitin auf, das in Gestalt von kleinen ovalen Plättchen sich überall vorfindet. Auf der ganzen distalen Wand der seitlichen Samenbehälter wird das helle, durchsichtige Chitin ganz von dem gelben porösen verdrängt. Die beiden Chitinmodifikationen haben ungefähr dieselbe Stärke (0,017–0,020 mm). Die Außenwand der seitlichen Samenbehälter wird aus einer Epithelschicht gebildet, die hier am deutlichsten beweist, daß die Höhe des Epithels von der Porösität des darunter liegenden Chitins abhängig ist (Textfig. 9 *Dr.Ep*). Aus den genauen Messungen haben sich folgende Resultate ergeben: An das helle durchsichtige, also nicht poröse Chitin schließt sich das Epithel, dessen Höhe zwischen 0,015—0,020 mm schwankt. Dagegen fügt sich die gelbe poröse Chitinmodifikation dem Epithel an, dessen Höhe 0,035—0,040 mm beträgt, das also doppelt so groß ist wie im ersten Fall, ein sicherer Beweis, wie mir scheint, dafür, daß die Zellen im zweiten Falle den Charakter eines Drüsenepithels angenommen haben, und ein Secret ins Innere der Samenbehälter absondern, was nur durch die Poren erfolgen kann. Die Frage, warum dann der mittlere Samenbehälter nur aus porenlosem Chitin besteht, kann man vielleicht in der Weise beantworten, daß der mittlere Samenbehälter ein Gebilde darstellt, das sich auf dem Wege der Rückbildung befindet und alle früher erworbenen nützlichen Einrichtungen verloren hat. Daß eine allmähliche Rückbildung des mittleren Samenbehälters in der Tat stattfindet, wird bei der Besprechung der Verhältnisse der übrigen *Tetragnatha*-Arten noch bestätigt.

Über den Bau und die Beschaffenheit des Copulationsapparates der *Tetragnatha solandri* sind wir uns klar geworden. Wir gehen jetzt zur Besprechung der *Tetragnatha punctipes* über.



Textfig. 9.

Querschnitt durch den Copulationsapparat von *Tetragnatha solandri*. *rec.sem.med*, mittlerer Samenbehälter; *rec.sem.lat*, seitlicher Samenbehälter; *vg*, Vagina; *ut.in*, Uterus internus; *Dr.Ep*, Drüsenepithel.

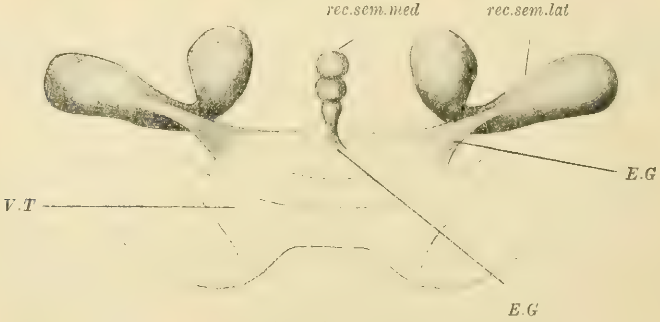
Tetragnatha punctipes West.

Von Rechts wegen sollte man diese Art zuerst behandeln, weil hier die Verhältnisse am einfachsten und primitivsten sind. Da ich aber nur ein einziges Exemplar besaß, das ich in Schnitte zerlegt habe, so mußte ich, um ein übersichtliches Bild des anatomischen Baues der Copulationsorgane bei den *Tetragnatha*-Arten zu geben, die *Tetragnatha solandri* zuerst besprechen. Allerdings fand ich — soviel man über den anatomischen Bau des Copulationsapparates aus den Schnittserien schließen kann — bei der *Tetragnatha punctipes* nicht wenig abweichende Verhältnisse. Die gröberen anatomischen Verhältnisse des Baues bleiben dieselben; bei der genauen Untersuchung der Schnittserien stellte sich jedoch heraus, daß der mittlere Samenbehälter viel stärker ausgebildet ist und die seitlichen Samenbehälter eine gleichmäßige cylindrische Gestalt besitzen, ohne Differenzierung in kugelige und cylindrische Teile, wie es bei der *Tetragnatha solandri* der Fall ist. Die Messungen, die ich auf den Schnitten unternommen habe, zeigten, daß der Querdurchmesser des mittleren Samenbehälters 0,07—0,08 mm beträgt, bei einer Chitinstärke von 0,02 mm. Er ist also merklich größer als bei der *Tetragnatha solandri*; der Querdurchmesser des seitlichen Samenbehälters beläuft sich auf 0,10—0,12 mm, er ist also kleiner als bei der *Tetragnatha solandri.* Sehr groß erscheint die Höhe des Epithels an den Stellen, wo es dem porösen Chitin anliegt. Hier erreicht es nämlich eine Stärke von 0,06—0,07 mm, während es sonst nur eine Stärke von 0,015 mm besitzt.

Nur in diesen Punkten unterscheiden sich die Copulationsorgane der *Tetragnatha punctipes* von denen der *Tetragnatha solandri.* Einen ganz ähnlichen Bau des Copulationsapparates zeigte die dritte von mir untersuchte Art:

Tetragnatha extensa Linn.

Bei dieser Art sind die Copulationsorgane, wie uns auch die Textfig. 5 zeigt, denen der *Tetragnatha solandri* und der *Tetragnatha punctipes* sehr ähnlich, und nur wenig Unterschiede lassen sich erkennen. Der mittlere Samenbehälter (Textfig. 10 *rec.sem.med*) ist viel schwächer entwickelt, während die seitlichen Samenbehälter (Textfig. 10 *rec.sem.lat*) eine bedeutende Zunahme in ihrer Größe aufweisen.



Textfig. 10.

Copulationsapparat von *Tetragnatha extensa.* *rec.sem.med,* mittlerer Samenbehälter; *rec.sem.lat,* seitlicher Samenbehälter; *E.G,* Einführungsgang; *V.T,* Vaginaltasche.

Der mittlere Samenbehälter ist aus zwei aufeinander gesetzten Kugeln aufgebaut und mündet durch einen schmalen Einführungsgang (Textfig. 10 *E.G*) in die Vaginaltasche (Textfig. 10 *V.T*) ein. Die seitlichen Samenbehälter (Textfig. 10 *rec.sem.lat*) sind zwei ziemlich große Blasen, bei denen man kugelrunde und cylindrische Abschnitte unterscheiden kann. Was die Größenverhältnisse der Samenbehälter anbetrifft, so findet man folgendes: Die Länge des Querdurchmessers des mittleren Samenbehälters beträgt kaum 0,025 mm, die des Längsdurchmessers 0,042 mm. Der Querdurchmesser des kugeligen Teiles des Samenbehälters besitzt eine Länge von 0,085 mm, der des cylindrischen Teiles eine Länge von 0,083 mm. Eine verkümmerte Ausbildung des mittleren, wahrscheinlich kaum funktionsfähigen Samenbehälters und die mächtige Entwicklung der seitlichen Samenbehälter zeichnen also die *Tetragnatha extensa* vor ihren beiden verwandten Arten aus.

Querdurchmesser.

		Rec. sem. med.	Rec. sem. lat.
Tetragnatha	*punctipes*	0,080 mm	0,012 mm
»	*solandri*	0,050 »	0,034 »
»	*extensa*	0,025 »	0,083 »

Die Betrachtung dieser Tabelle bringt uns zu folgendem Schluß:

Der mittlere Samenbehälter stellt ein Organ dar, das sich im Zustande starker Rückbildung befindet. Der so gut bei *Tetragnatha punctipes* ausgebildete mittlere Samenbehälter (0,080 mm), bildet bei der *Tetragnatha extensa* ein kümmerliches Rudiment, dessen Durchmesser mehr als dreifach kleiner ist als der der *Tetragnatha punctipes*. Die *Tetragnatha solandri* bildet in dieser Beziehung eine ausgesprochene Zwischenform (0,050). Mit der allmählichen Rückbildung des mittleren Samenbehälters beginnen die seitlichen in ihrer Größe zuzunehmen. Während bei der *Tetragnatha punctipes* der Durchmesser der seitlichen Samenbehälter kaum eine Länge von 0,012 mm erreichte, beträgt er bei der *Tetragnatha solandri* 0,034 mm und bei der *Tetragnatha extensa* 0,083 mm.

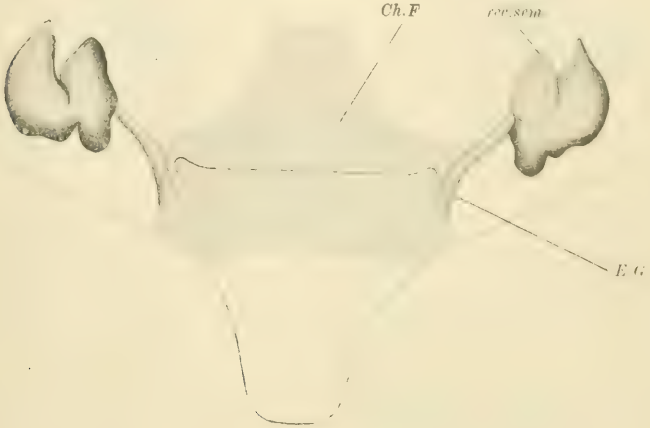
In der phylogenetischen Entwicklung der Gattung *Tetragnatha* hat sich wahrscheinlich der mittlere Samenbehälter als überflüssig erwiesen, besonders bei den jüngeren, höher entwickelten Formen, wie z. B. bei der *Tetragnatha extensa*; die seitlichen Samenbehälter dagegen haben sich weiter entwickelt als der mittlere der Rückbildung verfiel. Vielleicht findet diese Vermutung ihre Bestätigung noch darin, daß diese drei *Tetragnatha*-Arten sich in der Häufigkeit ihres Auftretens erheblich voneinander unterscheiden: Während man die ältere primitivere Form, die *Tetragnatha punctipes*, am seltensten, die *Tetragnatha solandri* schon häufiger antrifft, ist die *Tetragnatha extensa* mit ihrem verkümmerten mittleren Samenbehälter die häufigste und überall verbreitete Form. Die Annahme, daß primitive Formen von jüngeren, besser zum Kampf ausgerüsteten, verdrängt werden, könnte auch hier ihre Bestätigung finden, falls wir annehmen würden, daß die Vergrößerung der seitlichen Samenbehälter und die Rückbildung des mittleren einen so großen Einfluß auf das Leben der *Tetragnatha*-Gattung ausüben kann.

Die Gattung *Pachygnatha* steht betreffs Baues ihres Copulationsapparates der *Tetragnatha* am nächsten. Hier begegnet man derselben Erscheinung, daß die Samenbehälter Derivate der Scheide sind. Wenn man einen Blick auf die Copulationsorgane der *Pachygnatha*-Arten wirft, so findet man, daß sich ihr Bau sehr gut von dem der *Tetragnatha*-Arten ableiten läßt. Nur das Fehlen des mittleren Samenbehälters, der sich übrigens bei der *Tetragnatha extensa* schon im Zustande der Rückbildung befindet, bildet einen ziemlich wichtigen Unterschied zwischen diesen beiden Gattungen. Von der Gattung *Pachygnatha* besaß ich alle drei dazugehörigen Species: *Pachygnatha Clercki* Sund, *Pachygnatha Listeri* Sund und *Pachygnatha Degeeri* Sund. Wir besprechen zunächst die oben als erste erwähnte Art:

Pachygnatha Clercki Sund.

Über den Bau der weiblichen Copulationsorgane dieser Species äußert sich Menge (1866/1879) folgendermaßen: »Über der Spalte und oben neben den Luftöffnungen bemerkt man zwei runde, gelbe Plättchen. Am Anfange der von der Scheide entspringenden Eileiter bemerkt man zwei kleine Seitentaschen, die wahrscheinlich die Receptacula seminis sind.« Aus dieser Beschreibung geht klar hervor, daß Menge der Ansicht war, daß die Samenbehälter durch ihre Einführungsgänge unmittelbar in die Oviducte einmünden. Wir wissen schon, daß diese Angabe nicht richtig sein kann, weil die Samenbehälter und ihre Einführungsgänge Cuticulargebilde sind, während die Oviducte nur die Fortsetzung des Ovars sind und keinesfalls eine Spur von Chitin nachweisen lassen. Bertkau (1875) korrigiert diesen Fehler Menges, indem er mit Recht sagt, daß bei der *Pachygnatha*, wie auch bei der *Tetragnatha*, die Samenbehälter in der Scheide verborgen liegen und Anhangsgebilde der letzteren repräsentieren, im Gegensatz zu den andern Spinnen, wo die Samenbehälter vor der Scheide direkt nach außen zu liegen.

Der Bau der Copulationsorgane bei *Pachygnatha Clercki* sowie auch bei den zwei übrigen Arten ist so einfach, daß er kaum einer Beschreibung bedarf. Auf Textfig. 11 ist der Copulationsapparat von *Pachygnatha Clercki* dargestellt. Wir sehen zuerst, daß auf jeder Seite der Genitalöffnung ein feiner schmaler Einführungsgang entspringt (*E.G*), der direkt, ohne irgendwelche Windungen zu machen, sich nach oben wendet und in den Samenbehälter einmündet (Textfig. 11 *rec.sem*). Die beiden Samenbehälter dieser *Pachygnatha*-Species haben keine symmetrische Gestalt, sondern erscheinen wie zwei stark zusammengeschrumpfte Blasen, deren Oberfläche mit Falten und Rissen durchzogen ist. Der Umfang der Samenbehälter ist sehr klein, kaum 0,05 bis 0,07 mm im Durchmesser. Die Chitinwand der Scheide wird auch von mannigfachen Falten und Runzeln durchzogen, die man auf Textfig. 11 in Gestalt feiner Linien sehen kann. Diese Verhältnisse erinnern an die *Tetragnatha*-Arten, wo wir auch solche Falten (Nebentasche) gefunden haben. In histologischer Hinsicht zeigen die Copulationsorgane aller *Pachygnatha*-Arten keine Unterschiede untereinander, und daher bespreche ich den histologischen Bau des Copulationsapparates, wenn ich zur Beschreibung der *Pachygnatha Degeeri* übergehe, welche ich wegen ihrer Häufigkeit am genauesten untersuchen konnte.



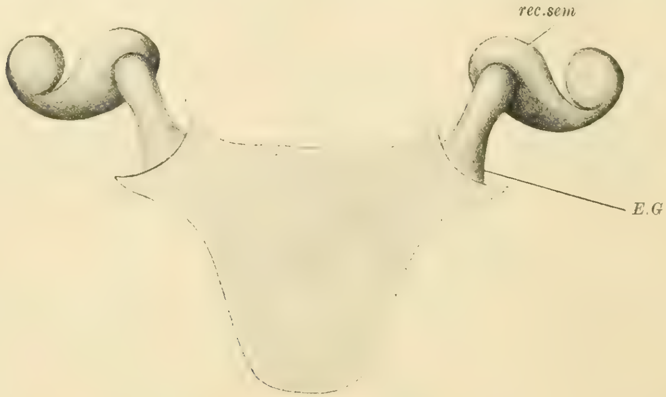
Textfig. 11.

Copulationsapparat von *Pachygnatha Clerckii*. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *Ch.F*, Chitinfalte.

Jetzt kommen wir auf die zweite *Pachygnatha*-Art zu sprechen:

Pachygnatha Listeri Sund.

Im Bau ihrer Copulationsorgane bietet auch diese Species nichts Neues oder Eigenartiges. Die Einführungsgänge sind viel dicker und kürzer entwickelt und münden seitlich in die beiden Samenbehälter ein (Textfig. 12 *E.G*). Die beiden Samenbehälter stellen zwei Blasen dar (Textfig. 12 *rec.sem*), die bei der Einmündung der Einführungsgänge kugelrund sind, sich dann allmählich seitwärts verschmälern und sich mit ihrem kugelig verdickten Ende nach vorn wenden. Die Samenbehälter der *Pachygnatha Listeri* sind größer als die der übrigen *Pachygnatha*-Arten: Ihr Durchmesser beträgt 0,105—0,125 mm. Daß die Größe der Samenbehälter der Spinne von Nutzen sein kann, erklärt vielleicht die Tatsache, daß diese Species sich viel häufiger als die Mehrzahl der andern Species vorfindet. Bei einem Exemplar der *Pachygnatha Listeri* fand ich im Bau der Copulationsorgane eine Abweichung, die von Interesse sein dürfte. Auf den sonst ganz normal



Textfig. 12.

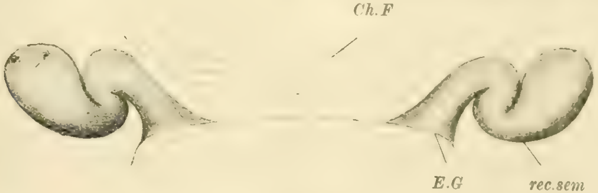
Copulationsapparat von *Pachygnatha Listeri*. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang.

gebauten Samenbehältern saßen oben an der Ursprungsstelle der Einführungsgänge kleine sekundäre Blasen, die vielleicht mit den sekundären Samenbehältern der andern Spinnen verglichen werden können. Etwas Bestimmtes kann man jedoch nicht über die Bedeutung dieser Gebilde und ihr unerklärliches Auftreten sagen. Es ist sehr wohl denkbar, daß wir es hier mit einer Varietät der *Pachygnatha Listeri* zu tun haben, obwohl man äußerlich keine Unterschiede finden kann.

Die letzte und die kleinste der untersuchten *Pachygnatha*-Arten war die

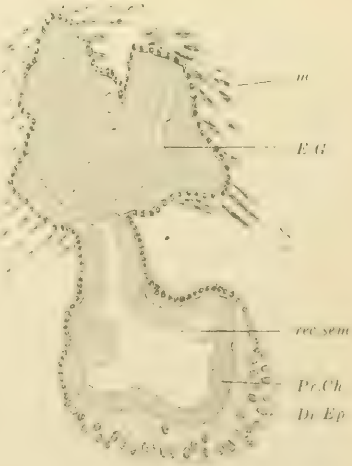
Pachygnatha Degeeri Sund.

Diese Art konnte ich am genauesten untersuchen: Die wohlgelungenen Schnittserien erlauben mir auch die histologische Beschaffenheit des Copulationsapparates näher ins Auge zu fassen, was wegen der außerordentlichen Ähnlichkeit, welche die Copulationsorgane aller *Pachygnatha*-Arten aufweisen, zuläßt, daß man die hier gewonnenen Ergebnisse auf die übrigen Arten überträgt. Sonst bieten uns die Copulationsorgane dieser Species im allgemeinen nichts Neues. Die beiden Einführungsgänge sind knieförmig gebogen und nicht scharf von den Samenbehältern abgesetzt, sondern gehen, sich allmählich erweiternd, in die letzteren über (Textfig. 13 *E.G*). Die beiden Samenbehälter (Textfig. 13 *rec.sem*) sind kleine ovale Blasen, die kaum eine Länge von 0,05 mm im Durchmesser besitzen. Sie liegen weiter voneinander entfernt, als bei den drei oben besprochenen Arten. Was die histologische Beschaffenheit des Copulationsapparates betrifft, so bemerkt man auf Textfig. 14 einen Querschnitt durch den Samenbehälter und einen Teil des Einführungsganges. Die Chitinwand der Samenbehälter besteht aus zweierlei Chitinmodifikationen: Erstens findet man eine Art von Chitin, das hell und durchsichtig erscheint und fast keinen Farbstoff annimmt. Aus solchem Chitin sind die Einführungsgänge, die Vagina und größtenteils die Samenbehälter gebaut. Die zweite Chitinmodifikation, die porös, undurchsichtig und gelbbraun gefärbt ist, trifft man nur bei den Samenbehältern an (Textfig. 14 *Pr.Ch*). Dem entsprechend finden wir, was wir schon bei *Meta* und *Tetragnatha* gesehen haben, daß die Epithelschicht, die der ersten Chitinmodifikation anliegt, klein und niedrig ist, während das Epithel, das zur zweiten Modifikation des Chitins gehört, aus großen langgezogenen Zellen aufgebaut ist, die, wie ich schon vorhin erwähnt habe, als Drüsenzellen funktionieren (*Dr.Ep*). Die Vagina kennzeichnet sich, wie bei allen *Pachygnatha*-Arten, durch eine Menge von verschiedenen Falten, Leisten, Taschen usw., die wahrscheinlich



Textfig. 13.

Copulationsapparat von *Pachygnatha Degeerii*. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *Ch.F*, Chitinfalten.



Textfig. 14.

Längsschnitt durch den Samenbehälter und einen Teil des Einführungsganges von *Pachygnatha Degeerii*. *rec.sem*, Samenbehälter; *m*, Muskulatur; *E.G*, Einführungsgang; *Dr.Ep*, Drüsenepithel; *Pr.Ch*, poröses Chitin.

zur Befestigung der Muskulatur dienen. Im Innern der Vagina, und zwar an ihrer hinteren Wand, bemerkt man eine große Anzahl von Borsten, die bei der Begattung als Sinnesborsten funktionieren und die Reize auf das Centralnervensystem übertragen.

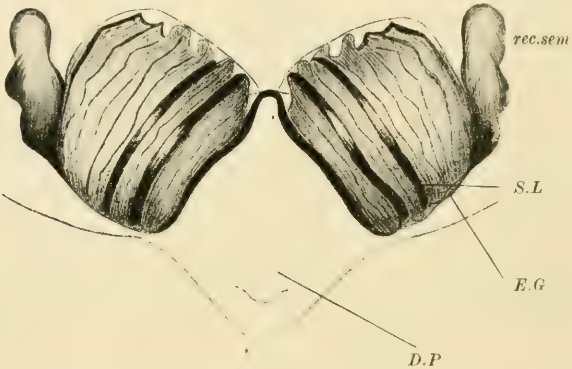
Mit der *Pachygnatha Degeeri* wird die Untersuchung der Gattung *Pachygnatha* und außerdem die der ganzen Tetragnathoidae abgeschlossen. Die beiden Gattungen *Tetragnatha* und *Pachygnatha* hat schon Thorell (1869—1870) auf Grund der verschiedenen äußeren Merkmale zu einer Familie vereinigt. Wenn man aber dazu noch den Bau der Copulationsorgane heranzieht, so stellt es sich heraus, daß diese Zusammenfügung der beiden Gattungen in eine Familie durchaus richtig und begründet ist. Schon die Tatsache, daß bei beiden Gattungen die Samenbehälter Derivate der Vagina sind und fast in gleicher Gestalt zur Ausbildung kommen, spricht für ihre Verwandtschaft. In bezug auf den Bau der Copulationsorgane besteht zwischen den beiden Gattungen nur ein wesentlicher Unterschied, das Vorhandensein des mittleren Samenbehälters bei der *Tetragnatha*, der bei der *Pachygnatha* vollkommen fehlt. Aber auch dieser Unterschied ist nicht so bedeutend, wie es auf den ersten Blick erscheint. Es wurde doch bewiesen, daß der mittlere Samenbehälter der *Tetragnatha*-Arten ein Gebilde darstellt, welches im Zustande der Rückbildung sich befindet. Nehmen wir an, daß der mittlere Samenbehälter tatsächlich verschwunden und von den seitlichen Samenbehältern nur der cylindrische Teil erhalten geblieben ist, dann haben wir die Copulationsorgane der *Pachygnatha*-Arten vor uns. In dieser Hinsicht kann vielleicht der Befund der kleinen sekundären Bläschen der *Pachygnatha Listeri* von Bedeutung sein. Denn diese kleinen Blasen können mit den kugeligen Teilen der Samenbehälter von *Tetragnatha* homologisiert werden, welche Teile bei der Gattung *Pachygnatha* verschwanden und nur bei einzelnen Individuen wieder auftauchen. Diese Atavismuserscheinung läßt uns auf die Bauweise der Copulationsorgane bei den Vorfahren der *Pachygnatha* schließen und konstatieren, daß dieselben der *Tetragnatha*-Art sehr nahe standen und sich aus letzterer entwickelt haben. Diese vollkommene Übereinstimmung im Bau der Copulationsorgane dieser zwei Gattungen der Familie der Tetragnathoidae steht im Widerspruch mit dem Satz, den wir vorhin ausgesprochen haben, daß die Gattungen einer Familie keine Ähnlichkeit im Bau ihrer Copulationsorgane aufweisen, was durch Aussterben der Zwischenform erklärt wurde. Dieser Widerspruch wird hinfällig, wenn wir annehmen, daß die Gattung *Pachygnatha* direkt ohne Zwischenform von der Gattung *Tetragnatha* entstanden ist, so daß ihre Copulationsorgane noch keine erhebliche Abänderungen erlitten haben.

4. Die Familie der Theridioidae Thor.

Bei dieser formenreichen Familie habe ich mein besonderes Augenmerk auf die Gattung *Linyphia* und *Theridium* gerichtet, weil diese beiden zu den größten Vertretern dieser Familie gehören und verhältnismäßig häufig sind, während die Gattungen *Lepthyphantes*, *Microphantes*, *Bathyphantes* u. a. wegen ihrer geringen Dimensionen einer besonderen Untersuchung bedürfen und dabei in genügender Anzahl schnell zu verschaffen sind. Von der ersten Gattung *Linyphia* standen mir folgende Arten zur Verfügung: *Linyphia hortensis* Sund, *Linyphia marginata* C. L. Koch, *Linyphia triangularis* Cl., *Linyphia montana* Cl. und *Linyphia pusilla* Sund. Von diesen fünf *Linyphia*-Arten ist, wie es sich durch die Untersuchung ergab, die *Linyphia hortensis* im Bau ihrer Copulationsorgane die einfachste, und daher beginnen wir unsre Betrachtung zuerst mit dieser Art.

Linyphia hortensis Sund.

Die ersten und einzigen Angaben über den Bau des Copulationsapparates der *Linyphia hortensis* finden sich bei Menge (1866 1879.) Den Bau des weiblichen Copulationsapparates dieser Species stellt Menge in folgender Weise dar: »Über der weiblichen Genitalspalte befinden sich zwei offenstehende kreisförmige Samentaschen, in der Mitte durch eine schmale, unten abgerundete Scheidewand voneinander getrennt; die untere Fläche, die bei den vorhin aufgeführten Arten (*Linyphia triangularis* und *Linyphia marginata*) vortritt, läuft hier mit dem Rande der Genitalspalte in schwach eingeschnittener Linie vor.« Die zu dieser Beschreibung beigefügte Abbildung des Copulationsapparates ist so winzig klein und so undeutlich, daß sich die Einzelheiten des Baues nicht unterscheiden lassen und dadurch einen Vergleich mit den Resultaten meiner Untersuchungen fast unmöglich machen. Infolge der Anwendung einer viel zu schwachen Vergrößerung hat Menge die wirklichen Samenbehälter bei allen Arten der Gattung *Linyphia* übersehen und die Einführungsgänge derselben für die Samenbehälter gehalten. Auf Grund meiner Untersuchungen (Textfig. 15) ist der Copulationsapparat der *Linyphia hortensis* folgendermaßen gebaut. Er besteht aus zwei kleinen bohnenförmigen Samenbehältern (Textfig. 15 *rec.sem*), deren Durchmesser kaum 0,05 mm beträgt. Diese beiden Samenbehälter sitzen seitlich den cylindrischen gleich hohen und breiten (0,2 mm) Einführungsgängen auf (Textfig. 15 *E.G*). Die beiden Einführungsgänge sind durch eine Scheidewand voneinander getrennt und münden über der Genitalspalte nach außen. Von der Genitalspalte sind die Einführungsgänge durch eine länglich abgerundete Platte getrennt (Textfig. 15 *D.P*), welche Menge als »eine Platte mit einem abgerundeten Deckelchen« beschreibt. Diese Platte, die für die Gattung *Linyphia* charakteristisch ist und in verschiedener Ausbildung bei allen *Linyphia*-Species vorkommt, bezeichne ich als »Deckplatte« (*D.P*). Die Samenbehälter und die Einführungsgänge sind aus starkem gelblichbraunen Chitin gebaut; dabei sind die Chitinwände der Einführungsgänge stark gefaltet und mit einer deutlich zweimal im Innern des Ganges spiralförmig laufenden Leiste versehen (Textfig. 15 *S.L*). Das Vorhandensein dieser Spiralleiste ist das wichtigste Merkmal aller *Linyphia*-Arten. Die Spiralleiste bei der *Linyphia hortensis* besteht aus stark verdicktem Chitin und dringt nur ganz wenig ins Innere des Einführungsganges vor. Bei den andern *Linyphia*-Arten ist diese Spiralleiste schon viel weiter ins Innere des Ganges vorgedrungen. Histologisch konnte ich leider nur die *Linyphia triangularis* eingehend untersuchen, weil ich von andern Arten keine brauchbaren Schnittserien bekam.



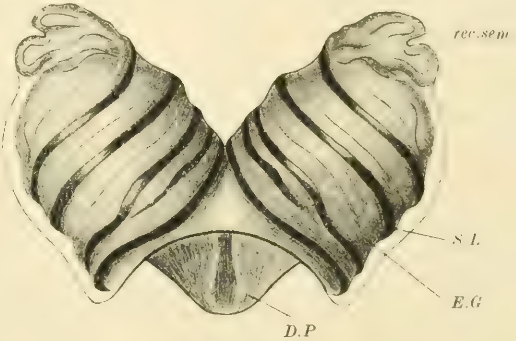
Textfig. 15.

Copulationsapparat von *Linyphia hortensis*. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *S.L*, Spiralleiste; *D.P*, Deckplatte.

Außerordentlich ähnlich sind die Copulationsorgane bei der nächstfolgenden Art.

Linyphia montana Cl.

Über den Bau des Copulationsapparates dieser Species berichtet Menge (1866/1879) folgendes: »Über der Querspalte befindet sich ein dreieckiger abgerundeter Deckel und oberhalb dieses die kegelförmigen Samentaschen, die im Innern Querringe, aber keinen Spiralfaden zu enthalten scheinen.« Aus dieser Beschreibung geht wieder klar hervor, daß Menge auch in diesem Falle irrtümlicherweise die Einführungsgänge als Samenbehälter auffaßte. Außerdem findet er im Innern der »Samentaschen«, d. h. Einführungsgänge »Querringe«, die keinen Spiralfaden zu enthalten scheinen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß er unter den Querringen die spiralförmig laufenden Chitinleisten versteht, welche, von außen betrachtet, in Gestalt von Querbändern zum Vorschein kommen.



Textfig. 16.

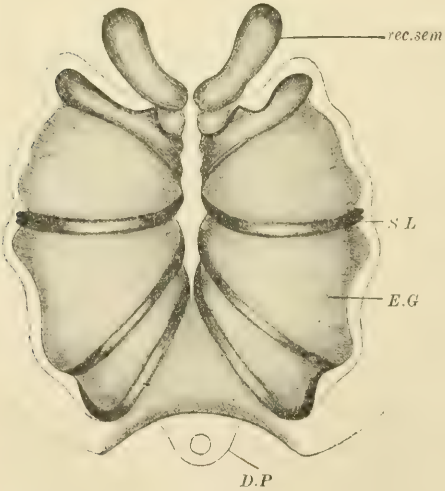
Copulationsapparat von *Linyphia montana*. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *S.L*, Spiralleiste; *D.P*, Deckplatte.

Der Copulationsapparat der *Linyphia montana* erscheint auf Grund vorliegender Untersuchungen folgendermaßen gebaut: Man sieht große kegelförmige Einführungsgänge (Textfig. 16 *E.G*), welche direkt in die kleinen Samenbehälter führen (Textfig. 16 *rec.sem*). Jeder Samenbehälter besteht eigentlich aus zwei kleinen Bläschen, die gemeinsam mit dem Einführungsgange kommunizieren. Die Ähnlichkeit des Copulationsapparates der *Linyphia montana* mit demjenigen der *Linyphia hortensis* fällt uns sofort auf. Im Gegensatz zu der *Linyphia hortensis* liegen die Samenbehälter der *Linyphia montana* auf der Innenseite der Einführungsgänge, und zwar nach der Spitze zu. Die kegelförmig gestalteten Einführungsgänge sind denen der *Linyphia hortensis* sehr ähnlich, mit dem Unterschiede nur, daß sie in ihrer Ausbildung viel weiter vorgeschritten sind. Die Spiralleiste (Textfig. 16 *S.L*) beschreibt im Innern jedes Einführungsganges vier bis fünf volle Windungen, was an die Verhältnisse der *Linyphia triangularis* erinnert. In histologischer Hinsicht unterscheidet sich die *Linyphia montana* gar nicht von den übrigen *Linyphia*-Species. Leider gelang es mir nicht, vollständige Schnittserien herzustellen; so weit ich mir durch mangelhafte Schnitte Aufschluß verschaffen konnte, habe ich jedoch weder »Querringe« noch ähnliche Gebilde gefunden, die wahrscheinlich, wie ich vorhin erwähnt habe, nichts andres als Spiralleisten sind. Die bei der *Linyphia hortensis* kaum in Gestalt kleiner Erhebungen ausgebildeten Spiralleisten sind bei der *Linyphia montana* viel stärker entwickelt. Was den histologischen Bau und die Beschaffenheit des Chitins und des die chitinösen Teile des Copulationsapparates umgebenden Epithels anbetrifft, findet man, daß dieselben Verhältnisse bei den übrigen *Linyphia*-Arten wiederkehren. Ich erlaube mir noch zu erwähnen, daß ich von der *Linyphia montana* zwei in der Farbe und Größe sich unterscheidende Varietäten gefunden habe, welche aber bei der Untersuchung ihrer Copulationsorgane sich als vollständig identisch erwiesen. Letzteres mag für die Wichtigkeit der genauen Kenntnis der Copulationsorgane für die Systematik sprechen.

Soviel über die *Linyphia montana*, wir wenden uns jetzt zur Betrachtung der nächstfolgenden Species

Linyphia marginata C. L. Koch.

Diese Species läßt in Beziehung auf die Zahl der Windungen der Spiralleisten und auf den Bau der Einführungsgänge primitivere Züge erkennen, obwohl sie in der Entwicklungsreihe höher steht als die *Linyphia montana*. Über den Bau des Copulationsapparates der *Linyphia marginata* findet man weder bei Menge noch bei Bertkau Angaben. Nur bei Emmerton (1884) findet man in seiner Abhandlung „New England Theridioidae" den Copulationsapparat der *Linyphia marginata* dargestellt, jedoch sehr mangelhaft, weil nur die Einführungsgänge aufgezeichnet sind, nicht aber die Samenbehälter. Wie aus den vorliegenden Untersuchungen sich ergab, besitzt die *Linyphia marginata* einen folgendermaßen gestalteten Copulationsapparat. Über der Genitalspalte münden die beiden Einführungsgänge (Textfig. 17 *E.G*) durch die breiten Einführungsöffnungen nach außen aus. Was die Gestalt



Textfig. 17.

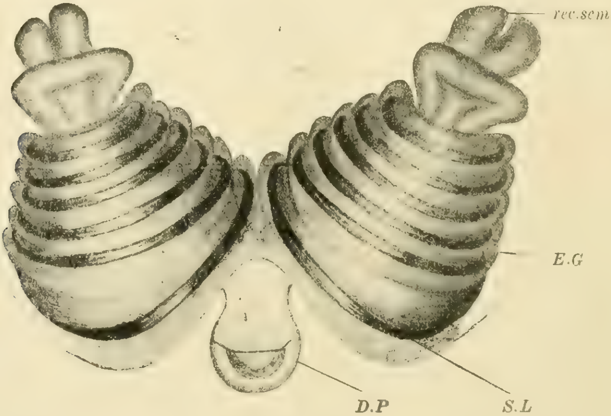
Copulationsapparat von *Linyphia marginata*. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *S.L*, Spiralleiste; *D.P*, Deckplatte.

der Einführungsgänge betrifft, so kann man sie als kegelförmig oder cylindrisch bezeichnen. Im Gegensatz zu den andern *Linyphia*-Arten, bei denen die Einführungsgänge ziemlich weit voneinander entfernt zu sein pflegen, liegen sie hier sehr nahe beieinander, so daß die Innenwände der Einführungsgänge als miteinander verschmolzen bezeichnet werden können, insbesondere an ihrer Basis. Im Innern jedes Ganges bemerkt man eine Spiralleiste von drei Windungen (Textfig. 17 *S.L*). Die beiden Einführungsgänge führen zu den länglichen Samenbehältern (Textfig. 17 *rec.sem*), die der Innenseite der Einführungsgänge aufsitzen und im Vergleich mit den ziemlich großen Einführungsgängen recht unansehnlich erscheinen: Ihr Längsdurchmesser beträgt 0,1 mm bei einem Querdurchmesser von kaum 0,05 mm. Die Samenbehälter sind wie bei der *Linyphia hortensis* in der Zweizahl vorhanden. Die histologische Untersuchung der Schnitte hat folgendes ergeben: Die Spiralleisten werden durch Einstülpung der Chitinwand ins Innere der Einführungsgänge gebildet und laufen um das Innere der Gänge bis zu ihrer Spitze, wo sie sich spalten und in Gestalt von halbgeschlossenen Kanälen in die Samenbehälter führen. Die Beschaffenheit der Einführungsgänge und der Samenbehälter ist nicht besonders gut zu erkennen. Die Chitinwand der Samenbehälter ist 0,015 mm, die der Einführungsgänge 0,025—0,035 mm stark. Das Chitin erscheint überall ziemlich homogen und weist nur sehr feine, dicht nebeneinander liegende Poren auf. Von außen sind die Samenbehälter und die Einführungsgänge von niedrigem Epithel umgeben, das keine weitere Differenzierung zeigt, sondern überall aus gleich kleinen Zellen besteht, die in ihrem Bau keine Unterschiede von dem der Hypodermis aufweisen. Wegen der schwachen Entwicklung des Epithels, ist kaum anzunehmen, daß es eine drüsige Funktion besitzt.

An diese ziemlich abgeleitete Form schließt sich der Hauptvertreter der Gattung *Linyphia* an, nämlich

Linyphia triangularis Cl.

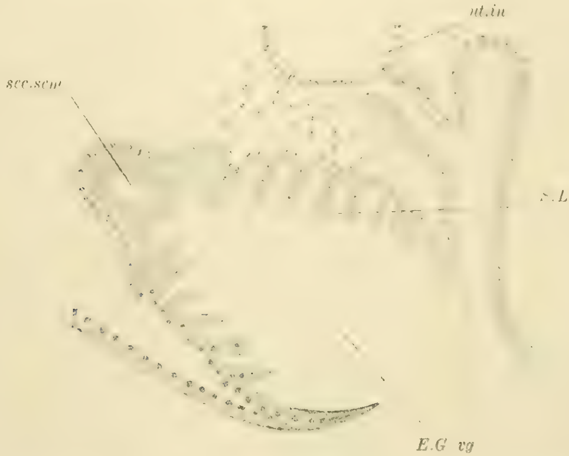
Diese Art ist die häufigste und am besten untersuchte unter allen *Linyphia*-Species. Menge (1866/1879) beschreibt den Copulationsapparat dieser *Linyphia triangularis* auf folgende Weise: »Über der Querspalte bemerkt man eine kleine Platte mit scheibenförmigem Ende und vor dieser zwei kegelförmige Höhlungen, in denen eine Spiralfaser bis zur Spitze verläuft und hier etwas breiter werdend endet.« Aus dieser kurzen Beschreibung sieht man wieder, daß auch in diesem Falle Menge die eigentlichen Einführungsgänge für die Samenbehälter hält, diese letzteren hat er nicht einmal abgebildet. Auch der Ausdruck »Spiralfaser« entspricht nicht den richtigen Tatsachen. Bertkau (1875) korrigiert Menges Irrtum und gibt richtig an, daß das »receptaculum seminis als eine kleine Blase dem Ende eines großen halbkreisförmigen Einführungskanals, dessen Wand mit schraubenförmig verlaufenden Chitinleisten versehen ist, aufsitzt«. Diese kurze, aber exakte Beschreibung des Copulationsapparates der *Linyphia triangularis* erschöpft fast das Thema, so daß mir nicht viel hinzuzufügen bleibt. Die glockenförmigen Einführungsgänge (Textfig. 18 *E.G*) sind fast gerade so hoch als sie an der Basis breit sind, und am oberen Ende trägt jeder Einführungsgang zwei kleine Blasen, die die Samenbehälter darstellen (Textfig. 18 *rec.sem*). Der Durchmesser des Samenbehälters beträgt kaum 0,05 mm. Schon äußerlich sind die Einführungsgänge durch die Spiralleisten erkenntlich (Textfig. 18 *S.L*). Die Zahl ihrer Windungen ist bei *Linyphia triangularis* doppelt so groß wie bei *Linyphia marginata*, es sind also sechs Windungen vorhanden. Zwischen den beiden Einführungsgängen bemerkt man eine kleine löffelartig ausgehöhlte Platte (Textfig. 18 *D.P*), welche Menge (1866/1879) als eine »kleine Platte mit scheibenförmigem Ende« beschreibt, und die ich als Deckplatte schon bei der Betrachtung der *Linyphia hortensis* bezeichnet habe. Diese Deckplatte, die sich zwischen der Genitalspalte und den beiden Öffnungen der Einführungsgänge befindet, verhindert möglicherweise, daß die Eier bei der Eiablage in die Einführungsgänge gelangen könnten, was bei dem großen Durch-



Textfig. 18.

Copulationsapparat von *Linyphia triangularis*. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *S.L*, Spiralleiste; *D.P*, Deckplatte.

messer der Einführungsgänge nicht unwahrscheinlich erscheint. Da die Schnittserien, die ich von dieser Art erzielt habe, sich als wohlgelungen herausstellten, haben sie mir eine eingehende Analyse des histologischen Baues der Copulationsorgane ermöglicht. Auf dem Sagittalschnitt (Textfig. 19) fällt uns sofort der große Einführungsgang mit seinen Spiralleisten auf, durch deren starke Entwicklung die *Linyphia triangularis* sich von den übrigen *Linyphia*-Species auszeichnet. Man sieht aber ganz deutlich, daß die Spiralleisten durch Einstülpung der chitinösen Bahn der Einführungsgänge entstanden sind (Textfig. 19 *S.L*). Die Samenbehälter sitzen in Gestalt kleiner Blasen (Textfig. 19 *rec.sem*), die von einem niedrigen Epithel umgeben sind, den Spitzen der Einführungsgänge auf. Das poröse, nicht besonders starke Chitin der Samenbehälter und der Einführungsgänge ist außen von einem niedrigen Epithel umgeben, das nur im Bereich der Samenbehälter eine kaum merkliche Vergrößerung erreicht. Das Vorhandensein irgendwelcher Kanäle, die die Vagina mit den Samenbehältern verbinden könnten, wurde nicht konstatiert. Wie daher die Befruchtung der Eier stattfindet, läßt sich aus dem Bau der Copulationsorgane nicht erkennen. Vielleicht werden nach der Ansicht Menges (1866/1879) die Eier erst nach Ablage mit Samen übergossen.



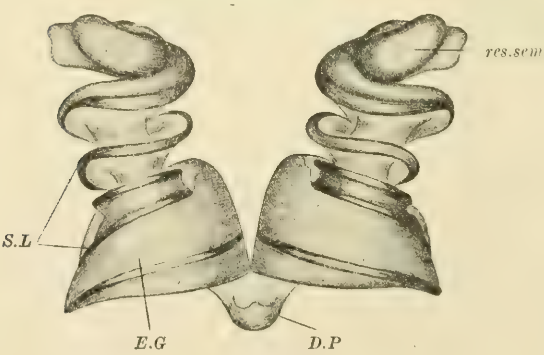
Textfig. 19.

Längsschnitt durch den Copulationsapparat von *Linyphia triangularis*. *rec.sem*, Samenbehälter; *ut.in*, Uterus internus; *E.G*, Einführungsgang; *vg*, Vagina; *S.L*, Spiralleiste.

Eine noch weiter differenzierte Form, bei der die Einführungsgänge noch eigentümlicher gestaltet sind, ist die letzte von mir untersuchte *Linyphia*-Species, und zwar die

Linyphia pusilla Sund.

Über den Bau des Copulationsapparates dieser Species findet man die einzige Angabe bei Menge (1866/1879), der sich folgendermaßen äußert: »Das weibliche Cavum besteht aus einem mitten über der Genitalspalte befindlichen flachen, spatelförmigen Stielchen, an der unteren Fläche des Schlosses; darüber befindet sich eine rundliche Platte und unter dieser zu beiden Seiten der Mitte zwei cylindrische gewundene, sich am Ende etwas erweiternde und verdickende Spiralfäden, die die eigentlichen Samenbläschen zu bilden scheinen.« Die dieser Beschreibung beigefügte Abbildung ist zu klein, um ein klares Bild von dem Bau des Copulationsapparates zu geben. Der erste Teil der Beschreibung kommt für uns nicht in Betracht, weil dort äußerlich liegende Teile des Copulationsapparates (Epigyne) behandelt werden, welche in vorliegender Untersuchung keine Berücksichtigung fanden. In dem zweiten Teil, in welchem Menge die inneren Copulationsorgane beschreibt, begeht er wieder dieselben Fehler. Das »spatelförmige Stielchen« ist nichts andres als die uns schon bekannte Deckplatte, die zwischen der Genitalspalte und den Ausmündungsstellen der Einführungsgänge liegt (Textfig. 20 *D.P*). Die beiden »Spiralfäden, welche die eigentlichen Samenbehälter zu bilden scheinen«, sind die Spiralleisten (Textfig. 20 *S.L*), welche unten im Innern der Einführungsgänge laufen. Die Samenbehälter (Textfig. 20 *rec.sem*) sitzen den Enden der Einführungsgänge auf und sind von Menge einfach übersehen worden. Wie der Copulationsapparat der *Linyphia pusilla* in Wirklichkeit gebaut ist, zeigt uns Textfig. 20, welche nach dem Kalilaugepräparat gezeichnet ist. Die kleinen bohnenförmigen Samenbehälter, je zwei auf jeder Seite, münden durch sehr komplizierte Einführungsgänge, die eine weitgehende Differenzierung in ihrem Bau zeigen, nach außen aus. Jeder Einführungsgang stellt in seiner unteren Partie ein kappenförmiges, im Querschnitt kreisrundes Gebilde



Textfig. 20.

Copulationsapparat von *Linyphia pusilla*. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *S.L*, Spiralleiste; *D.P*, Deckplatte.

dar (*E.G*), dessen Durchmesser an der Basis 0.25 mm und dessen Höhe 0,13 mm beträgt. In diesem kappenförmigen Teil des Einführungsganges läuft eine Spiralleiste (*S.L*), welche drei Windungen beschreibt. Die weitgehende Einstülpung des zwischen den Windungen der Spiralleiste sich befindenden Chitins ins Innere des Einführungsganges ist die Ursache, daß diese Leiste weiter nach vorn als frei aufsteigende Spiralfläche um den verengerten Einführungsgang, wie um eine Achse läuft und die Form einer Schraube annimmt, deren Spitze die Samenbehälter aufsitzen. Man sieht also wie kompliziert der Copulationsapparat der *Linyphia pusilla* gebaut ist. Nur der Vergleich mit den andern *Linyphia*-Species kann die Entstehungsweise dieses verwickelten Gebildes uns klar machen.

Mit dieser Species wird die Untersuchung der Gattung *Linyphia* abgeschlossen. Versuchen wir nun die gemeinsamen Züge im Bau der Copulationsorgane zusammenzufassen, um eine Erklärung zu suchen, auf welche Weise die komplizierten Formen aus den einfachen entstanden sind. Das Feststellen gemeinsamer Züge im Bau der Copulationsorgane ist eine bei manchen andern Spinnengattungen fast unlösbare Aufgabe; bei unsrer *Linyphia*-Gattung ist sie indessen nicht schwer zu lösen. Wenn man die den sämtlichen *Linyphia*-Arten gemeinsamen Merkmale im Bau ihrer Copulationsorgane zusammenstellt, so bekommt man ein Schema des Copulationsapparates jeder beliebigen *Linyphia*-Species, unter der Voraussetzung natürlich, daß die von mir nicht untersuchten Arten keine weitgehende Abweichungen vom Grundtypus zeigen. Man kommt dann zum folgenden Schema: Die inneren Copulationsorgane der *Linyphia*-Arten bestehen aus zwei bis vier kleinen ovalen Samenbehältern, die sehr großen Einführungsgängen aufsitzen. Die letzteren stellen große kegel- oder glockenförmige Gebilde dar, die getrennt nach außen kurz vor der Genitalspalte ausmünden, von welcher sie durch eine abgerundete dreieckige ausgehöhlte Deckplatte getrennt sind. Von außen betrachtet, erscheinen die Einführungsgänge spiralig gebändert, was durch die im Innern der Einführungsgänge vorhandenen Spiralleisten hervorgerufen wird. Man muß noch hinzufügen, daß in histologischer Beziehung die Copulationsorgane der *Linyphia*-Gattung sich dadurch auszeichnen, daß ihr Chitin eine unbedeutende Entwicklung zeigt. Außerdem bleibt im Gegensatz zu den übrigen Spinnen die Matrix des Chitins niedrig und flach, ohne in ein drüsiges Epithel überzugehen.

Die zweite Frage, welche von diesen *Linyphia*-Arten die primitivste ist, wie die übrigen Arten aufeinander folgen und auf welche Weise sich diese von den primitivsten ableiten lassen, ist viel schwieriger zu beantworten. Hier betreten wir das Gebiet der Vermutungen und Hypothesen. Wenn wir annehmen, daß die primitivsten Formen den einfachsten Bau der Copulationsorgane besitzen, und daß der Bau derselben bei den höher stehenden Formen durch Differenzierung komplizierter wird, so können wir die *Linyphia hortensis* ohne besondere Schwierigkeiten als primitivste, wenigstens als einfachste Form bezeichnen. Hier haben wir noch alle Verhältnisse so einfach und klar, daß der Copulationsapparat dieser Species als Schema für den der übrigen *Linyphia*-Arten gelten kann. Die Einführungsgänge sind kegelförmig mit zwei kleinen daraufsitzenden Samenbehältern. Innerhalb der Einführungsgänge laufen die Spiralleisten, die hier nur schwach ausgebildet sind. Äußerlich sind dieselben als spiralförmig laufende Bänder sichtbar. Die Deckplatte ist länglich abgerundet und kaum ausgehöhlt. Von dieser einfachen primitiven Form lassen sich ableiten einerseits *Linyphia montana*, *Linyphia triangularis* und *Linyphia pusilla*, anderseits *Linyphia marginata*. Letztere gleicht in der geringen Anzahl der Bänder (Windungen der Spiralleiste) und der Samenbehälter (zwei) der *Linyphia hortensis*. In der *Linyphia montana* findet man eine schon höher differenzierte Form. Daß diese Species im Bau ihrer Copulationsorgane der *Linyphia hortensis* am nächsten steht, unterliegt keinem Zweifel, besonders wenn man die Abbildungen ihrer Copulationsorgane miteinander vergleicht. Die Bänder, vier oder fünf an der Zahl, entsprechen den schwach ausgebildeten Spiralleisten; die Samenbehälter, vier an der Zahl, haben ihr Lager von der Seite nach der Spitze der Einführungsgänge verlegt und gleichen denen der *Linyphia marginata*. Die Deckplatte, die bei *Linyphia hortensis* und *Linyphia marginata* klein und einfach war, ist bei *Linyphia montana* größer und viel stärker ausgehöhlt. Einen höheren Grad der Entwicklung zeigt uns *Linyphia triangularis*. Bei dieser Art beläuft sich die Zahl der Bänder (Windungen der Spiralleiste) auf sechs. Im Innern der Einführungsgänge trifft man schon vollkommen ausgebildete Spiralleisten an. Die vier ziemlich großen Samenbehälter sitzen den Spitzen der Einführungsgänge auf, was der *Linyphia triangularis* große Ähnlichkeit mit der *Linyphia montana* verleiht, bei welcher man auch eine große Anzahl Bänder und vier Samenbehälter vorfindet. Die Deckplatte ist zu einem Stiel geworden, der am Ende löffelartig tief ausgehöhlt ist. Die letzte Species, *Linyphia pusilla* stellt die höchste Stufe der Differenzierung dar, obwohl manche Rückbildungserscheinungen vorkommen.

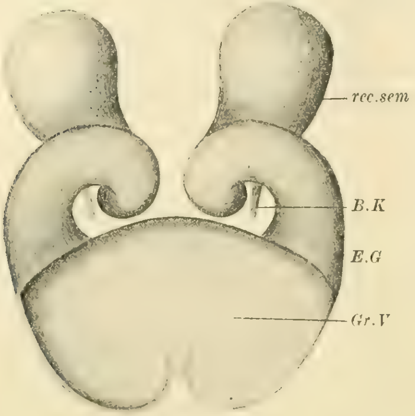
Die Zahl der Samenbehälter geht wieder auf zwei zurück; von der Deckplatte ist nur ein kümmerlicher Rest erhalten geblieben. Die Einführungsgänge dagegen zeigen eine weitgehende Kompliziertheit im Vergleich mit jeder der vorgenannten *Linyphia*-Species. Die Entstehung der oberen Partien der Einführungsgänge läßt sich vielleicht auf folgende Weise erklären. Es wäre denkbar, daß bei einer der *Linyphia montana* nahestehenden Art die zwischen den Spiralleisten liegenden Chitinpartien ins Innere der Einführungsgänge eingezogen wurden, und daß sie dadurch die Bildung eines engeren Ganges hervorgerufen haben.

Am Schluß unsrer Betrachtung angelangt, drängt sich die Frage auf: Warum sind denn die Copulationsapparate so kompliziert gebaut? Bertkau (1875) war der erste, welcher darauf eine richtige Antwort gab. Bei der Beschreibung der Chitinleisten des Copulationsapparates der *Linyphia triangularis* sagt er, daß diese Leisten »als Muttergewinde gewissermaßen den entsprechenden Windungen des männlichen Tasters angepaßt sind«. Denselben Gedanken spricht auch später Dahl (1902) in seiner Untersuchung über *Lathrodectes* aus. Auch Järvi (1904/1907) äußert sich über die Korrelation der weiblichen und männlichen Copulationsorgane. Über den Zweck dieser Korrelation äußerte Dahl (1902) zuerst die Vermutung, daß die Verschiedenartigkeit und Kompliziertheit im Bau der Copulationsorgane selbst bei sehr nahe verwandten Arten nur den Grund habe, die Kreuzung bei den nahestehenden Formen zu vermeiden; eine für die Erhaltung der Arten unbedingte Notwendigkeit. Die Annahme der Korrelation zwischen den männlichen und weiblichen Copulationsorganen liegt sehr nahe. Bewiesen ist sie jedoch noch nicht, da weder männliche noch weibliche Copulationsorgane eingehend erforscht sind. Soweit ich die männlichen Copulationsorgane der Gattung *Linyphia* untersuchen konnte, fand ich die Korrelation sehr stark ausgeprägt, was bei den andern Spinnen sehr selten der Fall ist.

Nachdem gezeigt wurde, daß die *Linyphia*-Arten im Bau ihrer Copulationsorgane eine ganz natürliche Gruppe bilden, wenden wir uns jetzt zur nächsten großen Gattung *Theridium*, von der die ganze Familie ihren Namen Theridioidae erhalten hat. Aus dieser nicht besonders umfangreichen Gattung konnte ich folgende Species untersuchen: *Theridium tepidariorum* C. L. K., *Theridium formosum* Cl., *Theridium varians* Hahn, *Theridium sisyphium* Cl., *Theridium tinctum* Walck. und *Theridium pinastri* L. Koch.

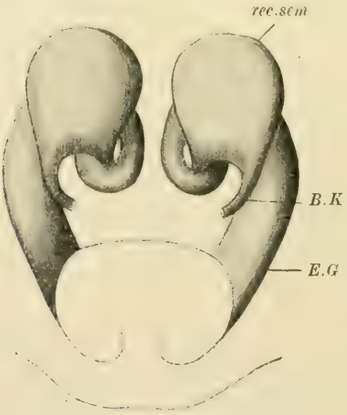
Theridium tepidariorum C. L. K.

Von dieser Art standen mir mehrere Exemplare zur Verfügung, so daß ich imstande war, nach vielen mißglückten Versuchen einige lückenlose Schnittserien zu bekommen und die histologische Beschaffenheit des Copulationsapparates zu untersuchen. Alle von mir untersuchten Exemplare stammten aus Leipziger Treib- und Gewächshäusern, in denen sie häufig anzutreffen waren; im Freien ist diese Art nicht zu finden. Über den Bau des Copulationsapparates dieser größten europäischen *Theridium*-Art existieren keine Untersuchungen, was eigentlich merkwürdig erscheint, weil diese große auffallende Spinne gar nicht zu den seltenen gehört. Wir gehen daher gleich zur Besprechung der Ergebnisse vorliegender Untersuchungen. Textfig. 21 stellt uns den weiblichen Copulationsapparat von der vorderen Seite gesehen dar. Eine breite, unten ausgebuchtete, oben halbkreisförmig ausgeschnittene Öffnung führt in eine breite, flache, grubenförmige Vertiefung (*Gr.V*), in welche die Einführungsgänge der beiden Samenbehälter einmünden. Oben an den Seiten dieser Vertiefung bemerkt man zwei bogenförmige breite Einführungsgänge (Textfig. 21 *E.G*), die dicht der äußeren Chitinwand des Körpers anliegen. In der Mitte des Genitalfeldes, wo die Einführungsgänge sich beinahe berühren, bilden sie eine Schleife, um dann in die Samenbehälter einzumünden. Die beiden Samenbehälter (Textfig. 21 *rec.sem*) sind rundliche, nach unten



Textfig. 21.

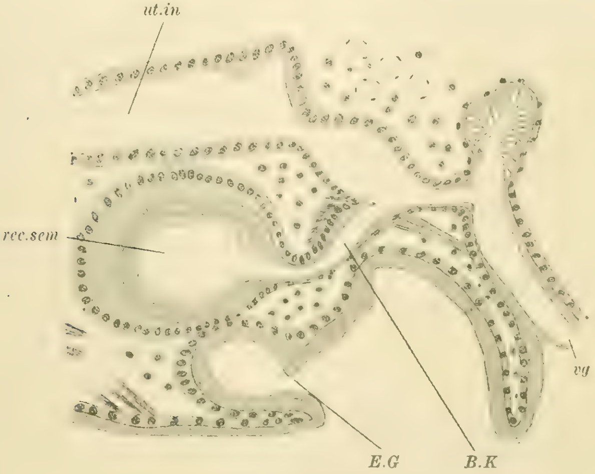
Copulationsapparat von *Theridium tepidariorum* von vorn gesehen. *rec.sem*, Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *E.G*, Einführungsgang; *Gr.V*, grubenförmige Vertiefung, in welcher die Einführungsgänge ausmünden.



Textfig. 22.

Copulationsapparat von *Theridium tepidariorum* von hinten gesehen. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgänge; *B.K*, Befruchtungskanal.

birnförmig auslaufende Blasen, deren Durchmesser 0,15—0,20 mm beträgt. Wenn man den Copulationsapparat von der hinteren Seite betrachtet, so bemerkt man, daß von jedem Samenbehälter ein feiner Kanal ausgeht, der frei im Raume endet (Textfig. 22 *B.K*). Als ich diese Kanäle fand, hielt ich sie zuerst für solide Auswüchse des Chitins; nur das Studium der Schnitte zeigte später die wahre Beschaffenheit und Wichtigkeit dieser Gebilde. Daher wollen wir jetzt zur Betrachtung der Schnitte übergehen. Ein Längsschnitt durch den Copulationsapparat ist auf Textfig. 23 dargestellt. Man bemerkt unten den längsgeschnittenen Einführungsgang (*E.G*), dessen Querdurchmesser 0,15 mm beträgt und dessen Wand aus solidem bräunlichen, 0,04—0,06 mm starken Chitin besteht. Weiter nach oben sieht man auf derselben Figur den Längsschnitt des Samenbehälters (*rec.sem*). Die Wand desselben besteht aus einem sehr hellen porösen Chitin, welches von außen mit Epithel umgeben ist. Während das Epithel der Einführungsgänge sich kaum von der übrigen Hypodermis unterscheidet und eine Höhe von 0,02 mm aufweist, findet man auf dem Samenbehälter eine Schicht von großen langgezogenen Epithelzellen, deren Länge mehr als 0,06 mm beträgt und die ohne Zweifel eine secretorische Funktion besitzen (Fig. 2 *Dr.Ep*). Die Chitinwand der Samenbehälter zeigt bei stärkerer Vergrößerung die Eigentümlichkeit, daß die Poren nicht wie gewöhnlich gleichmäßig auf der ganzen Oberfläche verteilt sind, sondern in kleinen Gruppen auftreten. Auf Fig. 2 sieht man, wie



Textfig. 23.

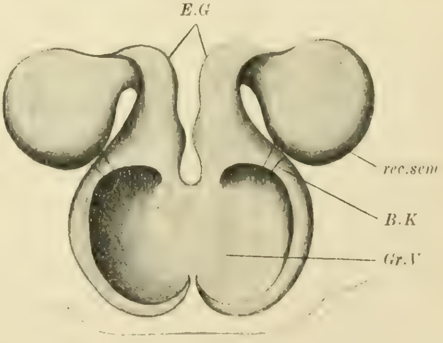
Längsschnitt durch den Copulationsapparat von *Theridium tepidariorum*. *vg*, Vagina; *ut.in*, Uterus internus; *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *B.K*, Befruchtungskanal.

die Drüsenzellen gruppenweise in die Poren der Chitinwand einmünden. Sie besitzen ziemlich große blaßgefärbte Kerne (Fig. 2 *n.gl*) und sind mit einem durchsichtigen Secret gefüllt. Zwischen diesen Drüsenzellen befinden sich andre kleinere mit sehr kleinen ovalen, stark gefärbten Kernen (Fig. 2 *n.ep*); diese Zellen können als einfache Stütz- oder Epithelzellen angesehen werden. (Soweit über die histologische Beschaffenheit der Samenbehälter und der Einführungsgänge.) Wenn man den Sagittalschnitt weiter betrachtet, bemerkt man einen schmalen Kanal, der vorn von den Samenbehältern ausgeht und nach kurzem Verlauf in einer Erweiterung zwischen dem Uterus internus und der Vagina einmündet (Textfig. 23 *B.K*). In diesem Kanal und in der Erweiterung fand ich bei den befruchteten Weibchen stets die Spermaelemente. Das Vorhandensein der Spermamassen zeigt uns, daß bei den Spinnen die Befruchtung der Eier schon vor der Eiablage stattfinden kann. Die Funktion dieser Kanäle hat mich veranlaßt, sie als Befruchtungskanäle zu bezeichnen. Die Angaben Menges (1866/1879), daß die Eier nach der Eiablage durch Übergießen von einer aus den Samenbehältern ausgepreßten Flüssigkeit befruchtet werden können, schien mir immer unwahrscheinlich, besonders wenn man die Stärke der Chitinwand der Samenbehälter in Augenschein nimmt. Jedes Ei kommt beim Durchgang durch die Erweiterung zwischen dem Uterus internus und der Vagina mit dort sich befindenden Spermatozoen in Berührung, wird befruchtet, weiter nach außen befördert und abgelegt. Die Frage, wie die Spermatozoen in diese Erweiterung gelangen, ist nicht so leicht zu beantworten. Es liegen zwei Möglichkeiten vor: Entweder werden sie durch chemotaktische Reize dorthin getrieben, oder durch mechanische Reize, und zwar durch den Druck, der beim Durchgang der Eier auf den Samenbehälter ausgeübt wird. Diese Befruchtungskanäle sind schon von Bertkau (1875) aufgefunden worden. Mit dem ihm eignen Scharfsinn hat er ganz richtig vermutet, daß diese Gebilde mit den Oviducten in Verbindung stehen. Allerdings hat er nicht feststellen können, daß diese Gebilde Kanäle sind. Später gibt Emmerton (1884) folgendes Schema der Copulationsapparate der Gattung *Theridium*: “The Epigynium consists of two round Spermathecae near the genital opening of the femal, from each of which run two tubes, one usuallay the larger and longer, to a hall outside the body, the others usually small and short, into the oviduct near its mouth.” Aus dieser Beschreibung sieht man, daß Emmerton die Einmündungsstelle der Befruchtungskanäle richtig angegeben hat, nur ihre Funktion als solche blieb ihm unbekannt. Das Vorhandensein der Befruchtungskanäle, ein ausgezeichnetes Gattungsmerkmal, konnte ich später bei allen von mir untersuchten *Theridium*-Arten konstatieren.

Die *Theridium tepidariorum* am nächsten stehende und an Gestalt und Größe ziemlich ähnliche Art ist

Theridium formosum Cl.

Diese schön gefärbte große *Theridium*-Art sammelte ich in einer großen Anzahl von Exemplaren, was meine Untersuchung bedeutend erleichterte. Alle Bemühungen, brauchbare Schnittserien zu bekommen, schlugen mir jedoch wegen der außerordentlichen Stärke und Härte des Chitins fehl. Soweit man übrigens aus mangelhaften Schnitten schließen kann, zeigt diese Art in dem histologischen Bau ihrer Copulationsorgane keine Abweichungen von denen des *Theridium tepidariorum* und der übrigen *Theridium*-Arten. Menge (1866/1879) beschreibt diese Art unter dem Namen *Steatoda lunata* Cl. und gibt dabei folgende Beschreibung des Copulationsapparates: »Das weibliche Schloß hat eine rundliche Öffnung, von einem hornigen Ringe umgeben, der oben in einen kleinen dreieckigen Nagel ausläuft; die Öffnung führt durch zwei cylindrische Kanäle zu kreisrunden, von Hornplättchen umschlossenen Samenbehältern.«



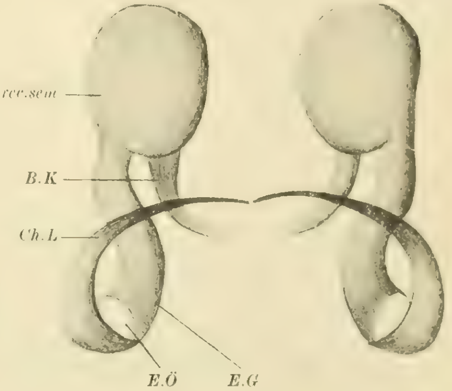
Textfig. 24.

Copulationsapparat von *Theridium formosum*. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *B.K*, Befruchtungskanal; *Gr.V*, grubenförmige Vertiefung, in welcher die Einführungsgänge ausmünden.

Wie wir gleich sehen werden, entspricht weder die Beschreibung noch die beigefügte Abbildung den richtigen Verhältnissen. Den Copulationsapparat des *Theridium formosum* findet man auf Textfig. 24 abgebildet. Oberhalb der Genitalspalte befindet sich eine grubenförmige Vertiefung (*Gr.V*), in der die Einführungsgänge entspringen. Die nach unten breiter werdenden Einführungsgänge (Textfig. 24 *E.G*) zeigen im Gegensatz zu denen des *Theridium tepidariorum* eine seitliche Knickung; sie münden nach kurzem Verlauf in die fast kugelrunden Samenbehälter (Textfig. 24 *rec.sem*). Das Gebilde, welches Menge unter dem Namen »Nagel« beschreibt, konnte ich nicht finden, weil es wahrscheinlich gar nicht existiert. Wenn man den Copulationsapparat von der hinteren Seite betrachtet, so findet man wie bei dem *Theridium tepidariorum* zwei Befruchtungskanäle. Man sieht dieselben (Textfig. 24 *B.K*) durch das Chitin der daraufliegenden Teile hindurchschimmern. Menge hat die Befruchtungskanäle, wie man aus seiner Beschreibung schließen kann, einfach übersehen und nicht nur bei dieser Art, sondern überhaupt bei sämtlichen *Theridium*-Species. In histologischer Hinsicht fand ich nichts, was vom Typus *Theridium* abweicht. Die ziemlich großen Samenbehälter haben einen Durchmesser von 0,20 mm; ihre Wand besteht aus hellbraunem Chitin, dessen Stärke 0,04 mm beträgt. Das Chitin wird von zahlreichen Poren durchsetzt, die auf der ganzen Oberfläche gleichmäßig verteilt sind. Die der Chitinwand entsprechende äußere Epithelschicht besteht aus langgezogenen Drüsenzellen, welche denen des *Theridium tepidariorum* ganz ähnlich sehen. Der Durchmesser der Einführungsgänge ist an ihrer Basis 0,1 mm lang. Was die Befruchtungskanäle anbelangt, so hat man es hier mit sehr feinen Kanälen zu tun, deren Durchmesser höchstens 0,025 mm beträgt. Wie wir aus dieser kurzen Beschreibung entnehmen können, zeigt das *Theridium formosum* im Bau seines Copulationsapparates vollständige Homologie mit dem *Theridium tepidariorum*. Es gibt kaum eine andre Gattung, bei der die Copulationsorgane so gleichmäßig und einförmig gebaut sind, wie bei den Theridienarten. Die Frage, ob man das *Theridium formosum* direkt von dem *Theridium tepidariorum* ableiten darf, wage ich nicht zu beantworten, weil das *Theridium tepidariorum* eine im Süden heimische Form ist und in Mittel- und Nordeuropa fast ausschließlich in den Gewächshäusern vorkommt. Anderseits ist wegen der Einfachheit und geringen Verschiedenheit der Copulationsapparate aller *Theridium*-Species eine natürliche Reihenfolge schwer herzustellen. Daher lasse ich diese Frage unbeantwortet und gehe zur Beschreibung des Copulationsapparates der nächstfolgenden *Theridiums*-Species über:

Theridium tinctum Walck.

Diese sehr kleine *Theridium*-Art ist in manchen Beziehungen am einfachsten gebaut, wenigstens betreffs des Copulationsapparates. Weder bei Menge, noch irgendwo anders konnte ich die nötigen Angaben über den Bau der Copulationsorgane dieser Species finden, und deshalb kann ich mich bei dieser Beschreibung nur auf meine eignen Untersuchungen stützen. Der Copulationsapparat des *Theridium tinctum* besitzt einen ganz eignen Bau (Textfig. 25). Äußerlich über der Genitalspalte sieht man beiderseits zwei hornige Chitinleisten (*Ch.L*), die in der Mitte des Genitalfeldes aneinander stoßen und eine halbkreisförmige Vertiefung umschließen. Seitlich an der Basis dieser Chitinleisten befinden sich die Einführungsöffnungen (*E.Ö*), welche zu den zwei dicken, sich nach vorn allmählich verschmälernden Einführungsgängen führen (*E.G*). Die letzteren steigen direkt nach vorn auf, ohne irgendwelche Windungen zu beschreiben und münden seitlich in die Samenbehälter ein. Die Samenbehälter (*rec.sem*) sind kugelige Blasen, deren Wände aus dunkelbraunem porösen Chitin bestehen und von einem hohen Drüsenepithel (*Dr.Ep*) umgeben sind. Betrachten wir einen Schnitt durch die Wand des Samenbehälters (Taf. II, Fig. 3), so bemerken wir die mächtige Chitinauskleidung desselben, die aus einer inneren und einer äußeren Chitinschicht besteht (*Pr.Ch*). Beide Schichten weisen zahlreiche Poren auf, die auf der ganzen Oberfläche wie bei *Theridium formosum* gleichmäßig verteilt sind. Wie bei *Theridium formosum* findet man in dem das Chitin umgebenden Epithel zweierlei Zellen: Einige mit großen blaßgefärbten Kernen (*n.gl*) ausgestattete Drüsenzellen und außerdem eine große Anzahl kleinerer Zellen, die mit sehr kleinen ovalen Kernen versehen sind (*n.ep*). Letztere habe ich als Stützzellen bezeichnet. Es ist noch zu bemerken, daß die Zellgrenzen nicht festzustellen waren; die Kerne schienen in eine homogene Plasmamasse eingebettet zu sein, und jeder größere Kern war von kleineren umgeben, wie wir es schon bei *Cyclosa conica* und *Theridium tepidariorum* angetroffen haben. Die Befruchtungskanäle gehen von der hinteren Seite der Samenbehälter aus und münden in die Vagina ein (Textfig. 25 *BK*). Bei dieser *Theridium*-Species sind die Befruchtungskanäle besonders stark entwickelt, so daß man sie schon bei schwacher Vergrößerung sehen kann.



Textfig. 25.

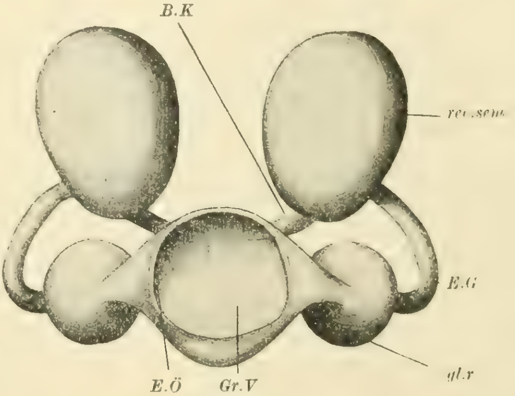
Copulationsapparat von *Theridium tinctum*. *rec.sem*, Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal: *Ch.L*, Chitinleiste; *E.G*, Einführungsgang; *E.Ö*, Einführungsöffnung.

Diese drei oben behandelten *Theridium*-Arten haben alle zusammen ein gemeinsames Merkmal, welches sie in ein näheres Verhältnis zueinander als zu den übrigen *Theridium*-Arten stellt: Das ist die

Ausbildung der Einführungsgänge. Bei diesen drei oben erwähnten Arten besitzen nämlich die kurzen dicken Einführungsgänge einen einfachen Verlauf und münden in eine grubenförmige Vertiefung. Bei den übrigen *Theridium*-Species sind die Einführungsgänge dünn und äußerst lang; in ihrem Verlauf beschreiben sie zuweilen Schleifen und Windungen und münden getrennt oder in einer kaum ausgebildeten Vertiefung nach außen aus. Gehen wir jetzt zu den übrigen *Theridium*-Species über. Das *Theridium sisyphium* scheint eine Übergangsform zu bilden, welche zwischen den ersten Arten mit ihren kurzen einfachen Einführungsgängen und den übrigen mit den langen, manchmal gewundenen Einführungsgängen ihre Stellung einnimmt:

Theridium sisyphium Cl.

Ich fand nur ein einziges Exemplar von dieser sehr kleinen *Theridium*-Species, das nach Bösenberg, Chyzer und Kulczinsky als *Theridium sisyphium* bestimmt wurde. Die ziemlich schematische Abbildung, die in der Abhandlung von Bertkau (1875) »über den Generationsapparat der Araneiden«, den Copulationsapparat einer *Theridium*-Art darstellt, paßt höchstwahrscheinlich für das *Theridium sisyphium*. Menge (1866/1879) erwähnt diese Species unter dem Namen *Steatoda sisyphia* Cl. Er äußert sich über den Bau ihres Copulationsapparates auf folgende Weise: »Das weibliche Schloß besteht aus einem hornigen viereckigen Plättchen in der Mitte mit elliptischer Öffnung, die zu zwei runden Samentaschen auf beiden Seiten führt.« Man sieht, daß diese Beschreibung ganz unvollständig ist. Von den Einführungsgängen und den Befruchtungskanälen sagt er kein Wort. Das der Beschreibung beigegebene Bild ist zu klein und läßt keine Einzelheiten erkennen. Mir stand, wie ich schon vorhin erwähnt habe, nur ein einziges Exemplar zur Verfügung, das ich natürlicherweise nicht gern dem Mikrotom opfern wollte, weil das Schneiden solch winzig kleiner zarter Copulationsorgane stets von Mißerfolg begleitet war. Soviel man aber aus dem Kalilaugepräparat ersehen kann, stellt der Copulationsapparat des *Theridium sisyphium* in voller Klarheit einen vollkommenen Typus der übrigen *Theridium*-Arten (Textfig. 26) dar. Kurz über der Genitalspalte befindet sich eine kleine, fast kreisrunde Vertiefung, aus deren beiden Seiten je ein Einführungsgang entspringt (*E.G*). Die zuerst trichterförmig gestalteten Einführungsgänge werden, indem sie sich seitwärts wenden, schmaler und schmaler. Ehe sie ihre Richtung nach vorn nehmen, bilden sie große, dunkel gefärbte kreisrunde Anschwellungen (*gl.r*), die aber nicht hohl sind, wie man denken könnte, sondern solide, chitinöse Kugeln darstellen, welche die Einführungsgänge, ohne ihren Durchmesser zu verändern, durchlaufen. Die Einführungsgänge steigen zuerst nach vorn auf und münden in die Samenbehälter ein. Die kugelförmigen Samenbehälter (*rec.sem*), deren Durchmesser 0,087 mm beträgt, senden ihrerseits feine Befruchtungskanäle aus, die wie gewöhnlich in die Vagina einmünden (*B.K*). Man sieht also, daß der Bau des Copulationsapparates im großen und ganzen dem der übrigen *Theridium*-Arten entspricht; nur Einzelheiten, häuptsächlich das Vorhandensein dieser Anschwellungen bilden das besondere Merkmal dieser Species. Das Auftreten dieser Anschwellungen, die bei keinem andern *Theridium* aufgefunden sind, erregte mein Interesse, und obwohl es unmöglich war, ohne Schnitte die histologische Natur dieser Gebilde genau zu studieren, konnte ich doch bei der Betrachtung des Präparates so viel wahrnehmen, daß ich zu folgender Vermutung kam: Diese beiden Anschwellungen, die einen Durchmesser von 0,038 mm besitzen und die ich zuerst wegen ihrer Größe für die Samenbehälter gehalten habe, stellen Drüsen dar, welche ihr Secret in die Einführungsgänge absondern können. Ganz deutlich konnte ich wahrnehmen, daß die soliden Chitinmassen dieser Anschwellungen von einer großen Anzahl radiär angeordneter Poren durchsetzt sind, was immer auf eine secretorische Funktion des sie umgebenden Epithels hinweist. Diese Anschwellungen werden ihrer Funktion und ihrer Form nach als »runde Drüsen« bezeichnet. Mit Recht kann man fragen, wie solche Gebilde, die den übrigen verwandten Arten vollkommen fehlen, entstehen können. Mir scheint folgende Erklärung sehr einleuchtend zu sein. Wie schon oben erwähnt wurde, betrachte ich das *Theridium sisyphium* als eine Übergangsform der *Theridium*-Arten mit kurzen und dicken zu denen mit



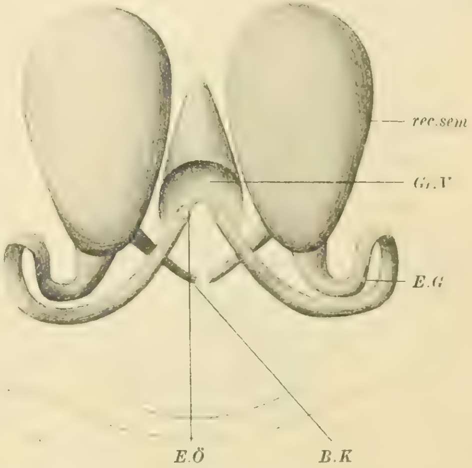
Textfig. 26.

Copulationsapparat von *Theridium sisyphium* *rec.sem*, Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *gl.r*, runde Drüse; *E.G*, Einführungsgang; *E.Ö*, Einführungsöffnung; *Gr.V*, grubenförmige Vertiefung, in welcher die Einführungsgänge ausmünden.

langen und komplizierten Einführungsgängen. In der Tat sind beim *Theridium sisyphium* die Einführungsgänge weder lang noch kurz, ihr Verlauf ist nicht so einfach, wie z. B. bei *Theridium tepidariorum* und auch nicht so kompliziert, wie bei *Theridium pinastri*. Der Anfangsteil der Einführungsgänge ist trichterförmig und verdickt, wie es bei *Theridium tepidariorum* und *Theridium formosum* der Fall ist, während ihr Endteil dünn und schmal ist, mit einem Wort alle Merkmale der beiden Gruppen sind bei *Theridium sisyphium* vorhanden. Bei den *Theridium*-Arten, die kurze einfache Einführungsgänge besaßen, war es vielleicht nötig, um Platz zu sparen, daß ganz dünne geschlängelte Einführungsgänge sich entwickelten, die möglicherweise auch zur Vermeidung der Kreuzung entstanden sein können. Wäre dies der Fall gewesen, so müßten die großen Chitinmassen der Einführungsgänge sich in diese Anschwellungen umgeändert haben, welche die Funktion einer Drüse annahmen und bei *Theridium sisyphium*, einer Zwischenform, erhalten geblieben, bei andern verloren gegangen sind. Die genaue Kenntnis der histologischen Beschaffenheit und der Entstehung dieser Gebilde ist allein imstande, Aufschluß darüber zu geben, ob wirklich die Verhältnisse so liegen, wie es oben geschildert wurde. Die nächste *Theridium*-Species, die wir jetzt betrachten wollen, ist

Theridium varians Hahn.

Diese kleine und unter den Theridien am häufigsten vorkommende Species, war die erste, bei welcher ich das Vorhandensein der Befruchtungskanäle vorgefunden habe. Über den Bau seines Copulationsapparates finden wir so gut wie gar keine Angaben. Menge (1866/1879) bezeichnet diese Species als *Steatoda varians* Hahn und konstatiert nur, daß »unter der viereckigen Platte die beiden beutelförmigen Samentaschen mit ihren Ausmündungen liegen«. Die Abbildung zu dieser Beschreibung zeigt nicht die geringste Ähnlichkeit mit dem Copulationsapparat dieser Species. Betrachtet man den Copulationsapparat des *Theridium varians* von vorn, so stellt sich der Bau desselben auf folgende Weise dar. Zuerst sei noch bemerkt, daß die äußere Chitinbekleidung auf dem Bilde nicht angegeben ist, um die Einzelheiten deutlicher hervortreten zu lassen (Textfig. 27). In der Mitte des Genitalfeldes, hoch über der Genitalspalte, befindet sich eine flache, sich nach vorn kegelförmig erstreckende Vertiefung, in welcher beide Einführungsöffnungen verborgen liegen (*E.Ö*). Mit diesen Öffnungen beginnen die Einführungsgänge (*E.G*), welche zuerst nach unten und seitwärts laufen, dann nach vorn aufsteigend eine Schleife bilden und nach einer hufeisenförmigen Biegung in die Samenbehälter einmünden. Die Samenbehälter (*rec.sem*) stellen zwei eiförmige Blasen dar, die mit ihren zugespitzten Enden nach unten gerichtet sind. Im Verhältnis zum ganzen Copulationsapparat sind die Samenbehälter sehr groß; ihr Längsdurchmesser beträgt ungefähr 0,175—0,20 mm. Sie bestehen aus hellbraunem Chitin, welches eine große Anzahl von regelmäßig verteilten Poren aufweist. Die sehr langen und schmalen Befruchtungskanäle entstehen an der unteren Seite der Samenbehälter (*B.K*) und münden in die Vagina ein. Die Einführungsgänge sind sehr dünn und lang, ihr Verlauf ist komplizierter als bei *Theridium sisyphium*, was auf Angehörigkeit des *Theridium varians* zur zweiten *Theridium*-Gruppe hindeutet. Bemerkenswert ist noch, daß bei *Theridium varians*, welches diesen Namen wegen seiner unglaublichen Variabilität in der Farbe vollkommen verdient, auch der Copulationsapparat in seltenen Fällen eine andre Gestalt annimmt, welche an Menges Abbildung erinnert; es war schwer zu entscheiden, ob es sich um eine Varietät von *Theridium varians* handelt oder ob vielleicht eine andre ähnliche Species vorlag.



Textfig. 27.

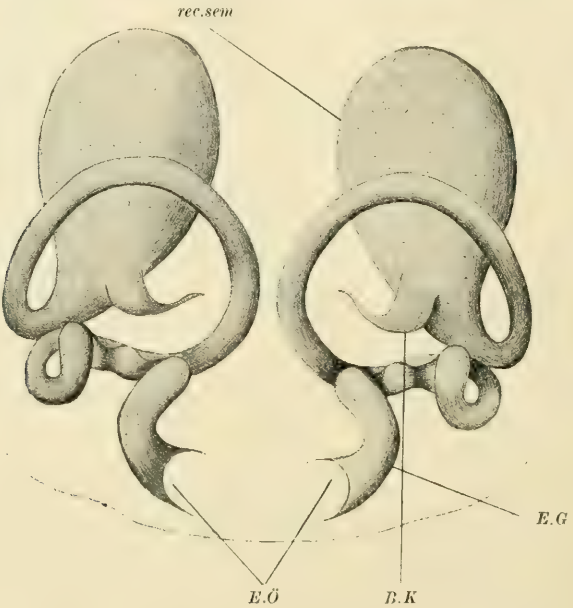
Copulationsapparat von *Theridium varians*. *rec.sem*, Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *E.Ö*, Einführungsöffnung; *B.K*, Befruchtungskanal; *Gr.V*, grubenförmige Vertiefung, in welcher die Einführungsgänge ausmünden.

Die letzte von mir untersuchte *Theridium*-Species war

Theridium pinastri L. Koch.

Über den Bau des Copulationsapparates dieser ziemlich seltenen *Theridium*-Species existieren weder bei Menge noch bei Bertkau sichere Angaben. Der Bau des Copulationsapparates des *Theridium pinastri* ist sehr einfach (Textfig. 28). Die einander stark genäherten Einführungsöffnungen liegen in keiner grubenförmigen Vertiefung, wie sonst bei allen Theridien, sondern frei in der Mitte des Genitalfeldes.

Sie führen zu den beiden Einführungsgängen, die mit ihren Windungen und Schleifen dem ganzen Apparat eine ungewöhnliche Eleganz verleihen (*E.G*). Die genaue Beschreibung aller Windungen der Einführungsgänge ist überflüssig; man sieht in Textfig. 20 den ganzen Verlauf derselben und ihre Mündung in die beiden großen eiförmigen Samenbehälter, die denen des *Theridium varians* sehr ähnlich sehen (*rec.sem*). Die Befruchtungskanäle (*B.K*), die zwei kurze dicke Gänge darstellen, sind viel kürzer als bei allen andern *Theridium*-Arten. Sonst liegen die Verhältnisse ganz klar zutage und lassen gleich auf die Angehörigkeit dieser Species zur Gattung *Theridium* schließen. Im histologischen Bau des Copulationsapparates bietet diese Art nichts Neues. Die Chitinwände der Samenbehälter und das sie umgebende Epithel gehören in ihrer Ausbildung zum Typus des *Theridium tinctum*.



Textfig. 28.

Copulationsapparat von *Theridium pinastri*. *rec.sem*, Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *E.G*, Einführungsgang; *E.Ö*, Einführungsöffnung.

Wir sind am Schluß unsrer Betrachtung der Gattung *Theridium* angelangt, und es wird von Nutzen sein, wenn wir einen kurzen Überblick auf alles bereits Gesagte werfen. Die Gattung *Theridium* läßt in bezug auf den Bau ihrer weiblichen Copulationsorgane folgenden Grundplan erkennen, der für alle *Theridium*-Species gültig ist: In der Mitte des Genitalfeldes über der Genitalspalte befindet sich eine rundliche Vertiefung, in welcher sich die beiden Einführungsöffnungen befinden. Diese Öffnungen führen zu den beiden Einführungsgängen, die entweder kurz und einfach oder lang und gewunden sind und direkt in die beiden Samenbehälter einmünden, welche meist rundlich oder eiförmig sind. Von der unteren Wand der Samenbehälter gehen die feinen, meist kurzen Befruchtungskanäle aus, die vor dem Uterus internus in die Vagina einmünden und dadurch die Befruchtung der Eier vor der Eiablage bedingen. Was die Stellung der Gattung *Theridium* in der Familie der Theridioidae anbetrifft, so läßt sich darüber nicht viel sagen. Wir haben schon gesehen, daß sich die der Gattung *Theridium* am nächsten stehende *Linyphia*-Gattung im Bau ihrer Copulationsorgane so grundverschieden von den *Theridium*-Arten erweist, daß beide Gattungen sich gar nicht vergleichen lassen. An dem Bau der Copulationsorgane kann man sofort die Species erkennen, die einer bestimmten Gattung angehört; vollkommen ausgeschlossen ist jedoch (mit wenigen Ausnahmen *Tetragnatha*). vermittels der Copulationsorgane den Verwandtschaftsgrad zwischen Gattungen festzustellen. Vielleicht kann letztere Behauptung durch die Annahme erklärt werden, daß die nötigen Zwischenformen ausgestorben sind.

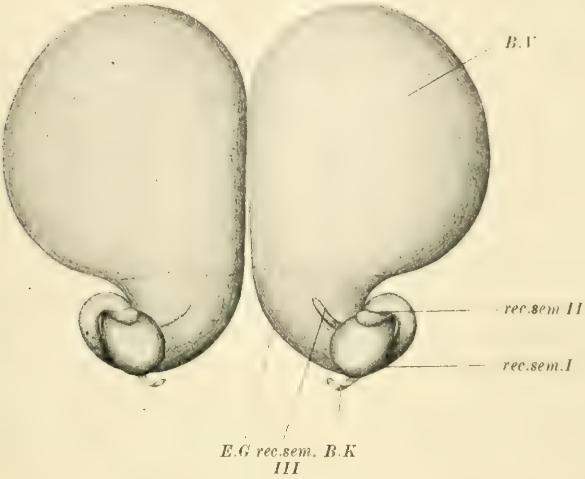
5. Die Familie der Agalenoidae Thor.

Die Familie der Agalenoidae ist sehr gattungsarm; die Gattungen aber, welche zu dieser Familie zu rechnen sind, gehören zu den verbreitetsten uns schon von jeher bekannten europäischen Spinnen. Hierher gehören folgende Gattungen: *Agalena*, *Tegeneria*, *Argyroneta* und *Cicurina*. Von diesen vier Gattungen wurde von mir am eingehendsten die *Agalena* studiert; die *Cicurina* ist schon von Menge (1866/1879) eingehend behandelt worden, von der *Argyroneta* existiert eine Arbeit von Mitrophanow (1889), außerdem sind ihre Copulationsorgane ganz vortrefflich von Menge beschrieben worden. *Tegeneria* wurde von vielen Forschern untersucht, wie z. B. von Treviranus (1812) und Campbell (1883). Aus diesem Grunde lenkte ich meine ganze Aufmerksamkeit auf die Gattung *Agalena*, und die andern untersuchte ich, indem ich mich auf die vorgenannten Arbeiten stützte, nur um klar darüber zu werden, was diese Gattungen untereinander gemeinsam haben. Die Gattung *Agalena* schließt nur zwei Species ein: *Agalena labyrinthica* und die viel seltenere *Agalena civilis*. Von dieser zweiten Species besaß ich kein Exemplar, so daß ich nur die erste Species der Untersuchung unterwerfen konnte.

Agalena labyrinthica Cl.

Über den Bau des Copulationsapparates dieser Species berichtet Menge (1866/1879) folgendes: »Das weibliche Schloß besteht aus einer beckenförmigen Vertiefung, die über der Querspalte von einem breiten hornigen Halbringe, oben von einem schmalen hornigen Saum eingefaßt ist und durch einen mitten durchgehenden schmalen Hornstreifen in zwei Abteilungen geteilt ist.« Diese Beschreibung der äußeren Copulationsorgane entspricht den richtigen Verhältnissen vollkommen. Menge schreibt noch weiter: »Von dem unteren Hornringe gehen nach innen zur Seite der mittleren Scheidewand unregelmäßige dreieckige, auf der Oberfläche runzelige Hornplättchen aus, welche den Eingang zu den unterhalb des Hornringes liegenden Samenbehältnissen verdecken.« Mit diesen Worten schließt Menge seine Beschreibungen des Copulationsapparates der *Agalena labyrinthica*. Es fällt sofort auf, daß er eigentlich den Bau der inneren Copulationsorgane bei seiner Beschreibung gar nicht berücksichtigt hat; dadurch ist der zweite Teil seiner Beschreibung ganz unklar. Man weiß z. B. gar nicht, was er unter »dreieckigen runzeligen Plättchen« versteht, die ich in keinem Falle, auch nicht auf den Schnitten auffinden konnte. Dementsprechend ist auch die Abbildung, die Menge seiner Beschreibung beifügt, zu unvollständig und stellt nur die äußere Gestalt des Copulationsapparates dar, d. h. die Epigyne. Und gerade bei der *Agalena labyrinthica* zeigen die inneren Copulationsorgane so viel Eigenartiges und Interessantes sowohl in morphologischer als auch in histologischer Hinsicht, daß sich eine eingehende Untersuchung derselben sehr lohnt. Wir haben schon gesehen, daß die äußeren Copulationsorgane der *Agalena labyrinthica* ganz richtig von Menge abgebildet worden sind. Um die ganze Organisation des Copulationsapparates in allen Einzelheiten verstehen zu können, wenden wir uns zur Betrachtung der Textfig. 29, die den Copulationsapparat, von seiner hinteren Seite gesehen, darstellt. Die großen flachen beckenförmigen Vertiefungen (*B.V*) verschmälern sich allmählich nach unten und gehen in die trichterförmigen Einführungsgänge über (*E.G*), welche letztere seitwärts auseinander gehen, eine Windung nach einwärts beschreiben und endlich in die Samenbehälter einmünden. Die verhältnismäßig kleinen braunen ovalen Samenbehälter (*rec.sem.I*) sind die »primären« Samenbehälter. Neben ihnen bemerken wir auch die »sekundären« Samenbehälter (*rec.sem.II*), die bedeutend kleiner sind und in die primären Samenbehälter einmünden. Außerdem sieht man, daß zu jedem primären

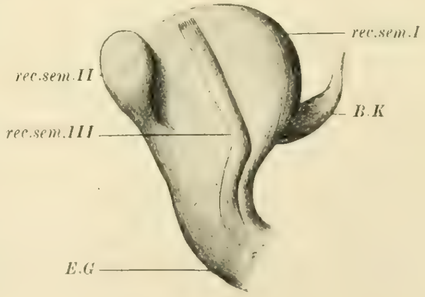
Samenbehälter noch zwei Gebilde gehören, welche in Form von zwei Chitinsträngen frei in den Raum hervorragen (*B.K* und *rec.sem.III*).



Textfig. 29.

Copulationsapparat von *Agalena labyrinthica*. *rec.sem.I*, primärer Samenbehälter; *rec.sem.II*, sekundärer Samenbehälter; *rec.sem.III*, tertiärer Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *E.G*, Einführungsgang; *B.V*, beckenförmige Vertiefung, in welcher die Einführungsgänge ausmünden.

Als ich diese zwei Gebilde das erstemal bemerkte und bei schwacher Vergrößerung betrachtete, konnte ich nicht unterscheiden, ob ich es mit soliden Gebilden oder mit feinen Kanälen zu tun hatte. Später, erst bei Anwendung von stärkerer Vergrößerung, ergab sich, daß es sich um feine Kanäle handelte. Die Textfig. 30 stellt diesen wichtigen Teil des Copulationsapparates bei starker Vergrößerung gezeichnet dar. Man sieht zuerst den Endabschnitt des Einführungsganges, der in die primären Samenbehälter einmündet (Textfig. 30 *E.G*). An dem primären Samenbehälter (*rec.sem.I*) befindet sich seitlich der kleine ovale sekundäre Samenbehälter (*rec.sem.II*). Auf der Oberfläche des primären Samenbehälters, ungefähr in der Mitte desselben, läuft ein feiner Kanal, dessen Endspitze gezackt und ausgeschnitten erscheint, und



Textfig. 30.

Ein Teil des Copulationsapparates von *Agalena labyrinthica*, stark vergrößert. *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.II*, sekundärer und *rec.sem.III*, tertiärer Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *E.G*, Einführungsgang.

der an der Basis des primären Samenbehälters in denselben einmündet (*rec.sem.III*). Soweit man aus dieser Betrachtung schließen darf, handelt es sich um eine Drüse, oder besser gesagt um einen Drüsengang, was durch seine gezackte Endspitze bewiesen wird. Der andre Kanal beginnt auf der gegenüberliegenden Seite des primären Samenbehälters, er ist viel kürzer und endet frei im Raume. Von Anfang an hielt ich denselben für einen Befruchtungskanal (*B.K*). Nach langen, zuerst mißglückten Bemühungen gelang es mir, einige gute Schnittserien zu erhalten, durch welche meine Vermutungen bestätigt wurden. Eine Abbildung des Sagittalschnittes durch den Copulationsapparat der *Agalena labyrinthica* (Fig. 4) ist aus mehreren Schnitten kombiniert, um die gesamte Übersicht einzelner Teile auf einem Bilde zu geben. In der Mitte des Bildes bemerkt man den primären (*rec.sem.I*), und den sekundären (*rec.sem.II*) Samenbehälter, von welchem der erste nichts Besonderes in seinem Bau aufweist. Der sekundäre Samenbehälter aber ist, wie wir aus der mächtigen Entwicklung des ihn umgebenden Epithels (*Dr.Ep*) schließen können, fast vollständig in eine Drüse umgewandelt. Die kurze schmale Vagina (*vg*) führt einerseits in den Uterus internus hinein (*ut.in*), anderseits bildet sie, sich nach vorn wendend, eine Nebentasche (*N.T*). Direkt an dieser Stelle, an der die Vagina die Nebentasche aussendet, mündet in die Vagina ein feiner Gang ein (*B.K*), der sich weit nach unten und hinten erstreckt. Das ist der Befruchtungskanal, der auf der Abbildung nicht in seinem ganzen Verlaufe getroffen ist. Das Vorhandensein des Spermas im Lumen dieses Kanals, seine Mündung in die Vagina vor dem Uterus internus spricht für die Funktion eines Befruchtungskanals. Dicht neben dem primären Samenbehälter, an der hinteren Seite desselben, sieht man den zweiten Kanal (*rec.sem.III*), der in den Einführungsgang einmünden sollte, was aber auf ein und derselben Figur sich nicht darstellen läßt. An seiner Spitze läuft dieser Kanal in eine Anzahl von feinen Kanälchen aus (*d.gl*), welche die Ausführungsgänge einer mächtigen, der Spitze des Kanals aufsitzenden Drüse darstellen. Diese Drüse besteht aus langgezogenen Zellen (*Dr.ep*), deren große Kerne an der Peripherie der Drüse liegen. Die Ausläufer dieser Drüsenzellen sind radiär zu der Spitze des Ganges angeordnet. Wir haben es in diesem Falle mit einer Drüse zu tun, welche nichts andres als ein Produkt der weit vorgeschrittenen Umwandlung des Drüsenepithels eines vorhanden gewesenen »tertiären« Samenbehälters gewesen ist und deren Secret ins Innere der Einführungsgänge ausgeschieden wird. Obwohl Chyzer und Kulczinsky (1891/1897) diese Drüse nicht gefunden haben, geben sie doch an, daß sie bei den geschlechtsreifen Exemplaren von *Agalena labyrinthica* die beckenförmigen Vertiefungen stets mit einer Schleimmasse ausgefüllt fanden, welche Angabe ich nur bestätigen kann. Die Annahme liegt nahe, daß diese großen Schleimmassen, welche die ganzen beckenförmigen Vertiefungen und die Einführungsgänge ausfüllen, nur von dieser mächtigen Drüse herrühren können. Die Bedeutung dieses schleimigen Secrets läßt sich natürlich nicht erklären; es kann sich hier kaum um ein spermaschützendes Secret handeln, weil die beckenförmigen Vertiefungen ganz offen zutage liegen und keine Spermamassen enthalten. Vielleicht wird die Spermamasse durch diesen luftdichten Verschluß vor dem Austrocknen geschützt oder ein Eindringen von Fremdkörpern eventuell des männlichen Tasters vermieden; für letztere Annahme spricht die Tatsache, daß nur bei den schon befruchteten Weibchen die beckenförmigen Vertiefungen mit diesen Schleimmassen angefüllt sind.

Nach dieser eingehenden Darstellung des Baues des Copulationsapparates von *Agalena labyrinthica* sei es gestattet, einige Schlüsse aus den Ergebnissen dieser Untersuchungen zu ziehen, wozu uns diese Art besonderen Anlaß gibt. Wir haben schon bemerkt, daß die oben genannte Drüse auf allen Zeichnungen als tertiärer Samenbehälter bezeichnet wurde. Diese Bezeichnung wurde gewählt, weil ich angenommen habe, daß diese Drüse einen letzten Rest des früher existierenden tertiären Samenbehälters darstellt, der seiner eignen Funktion verlustig gegangen ist und sich in eine Drüse umgewandelt hat. Wir haben schon gesehen, daß fast in allen Fällen das die Samenbehälter von außen umgebende Epithel eine secretorische Funktion besitzt, wie z. B. bei *Meta*, *Tetragnatha*, *Theridium* usw. Wie später nachgewiesen wird, verlieren in allen Fällen, wo mehr als zwei Samenbehälter existieren, die Samenbehälter zweiter und dritter Ordnung allmählich ihre Samen aufnehmende Funktion und nehmen unter einer starken Ausbildung des Drüsenepithels den Charakter von Drüsen an, was so weit greifen kann, daß von dem Lumen des Samenbehälters überhaupt keine Spur erhalten bleibt. Das ist der Fall bei der Gattung *Clubiona*, auch die Gattung *Tibellus* weist ähnliche Erscheinungen auf. Nicht anders ist es bei der *Agalena labyrinthica*. Hier handelt es sich um einen Copulationsapparat, der zwei primäre, ganz normal funktionierende Samenbehälter besitzt, dann zwei sekundäre, bei welchen die Umwandlung schon begonnen hat, was man aus der mächtigen Entwicklung des Epithels und dem kleinen Lumen des Samenbehälters schließen kann; endlich findet man noch zwei tertiäre Samenbehälter, wo die Rückbildung so stark vorgeschritten ist, daß außer einem feinen Kanal kein Rest von dem inneren Lumen erhalten bleibt und das Epithel in Gestalt einer sehr großen Drüse der Spitze des Kanals aufsitzt. Hier lassen sich alle drei Stadien der Umwandlung finden, welche in andern Fällen nur bei mehreren nacheinander folgenden Species nachweisbar sind. Anderseits läßt das Vorhandensein der Samenbehälter aller drei Ordnungen und auch der Befruchtungskanäle vielleicht auf die nähere Verwandtschaft der Gattung *Agalena* mit der Gattung *Clubiona* schließen, deren Hauptmerkmal darin besteht, daß sie die Samenbehälter dreier Ordnungen und die Befruchtungskanäle besitzt. Leider ist es mir nicht gelungen, die zweite *Agalena*-Species, die *Agalena civilis*, zu untersuchen, bei welcher diese Verhältnisse noch ausgesprochener sein sollen. Die andern Gattungen der Familie der Agalenoidae, wie *Tegeneria*, *Cicurina*, *Argyroneta*, zeigen im Bau ihrer Copulationsorgane nicht die geringste Ähnlichkeit mit der *Agalena labyrinthica.* Die einfach gestalteten Copulationsorgane von *Cicurina* und *Argyroneta* mit ihren zwei Samenbehältern oder die spiralig gewundenen Einführungsgänge und zwei schlauchförmige Samenbehälter der *Tegeneria*, deren Copulationsapparat keine Anhängsel wie sekundäre Samenbehälter oder Befruchtungsgänge nachweisen läßt: alle diese Verhältnisse zeigen uns deutlich wieder, daß die Gattungen einer und derselben Familie in bezug auf den Bau ihrer Copulationsorgane gar nicht miteinander zu vergleichen sind. Das beruht, wie ich schon betont habe, darauf, daß die Zwischenformen, welche die verschiedenen Gattungen einer Familie miteinander verbanden, im Kampf ums Dasein mit höher organisierten und voneinander mehr entfernten Formen, einfach ausgestorben sind.

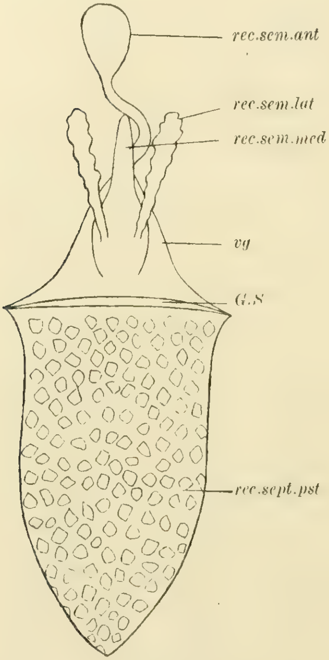
6. Die Familie der Dysderoidae Thor.

Die der Familie der Agaleonidae am nächsten stehende Gruppe ist die artenarme Familie der Dysderoidae, deren wichtigste Vertreter die Gattungen *Dysdera*, *Segestria* und *Harpactes* sind. Von diesen drei Gattungen habe ich in dieser Arbeit die Gattung *Segestria* behandelt, und zwar die Species

Segestria senoculata Linn.

Diese interessante *Segestria*-Art ist fast überall gemein; die zweite Species, die *Segestria bavarica*, ist viel seltener und kommt nur im Süden vor. Bertkau (1875) hat die *Segestria bavarica* in bezug auf ihre Copulationsorgane untersucht und fand dabei folgendes: »Hier ist die Gestalt (des Samenbehälters) eines mit weiter Öffnung hinter der Genitalspalte beginnenden Sackes; die Vorderwand desselben ist im ersten Drittel dick, und in ihr verläuft ein etwas gewundener Kanal, der in den Binnenraum des Receptaculum seminis einmündet, er dient zur Aufnahme des männlichen Tasters.« Ich gebe diese Beschreibung wörtlich wieder, weil, wie es sich aus meiner Untersuchung herausgestellt hat, die Copulationsorgane der *Segestria senoculata* nach einem ganz andern Prinzip gebaut sind, was mich anzunehmen zwingt, daß Bertkau, wegen der besonderen Durchsichtigkeit des Chitin und wegen des Mangels an Schnittserien den ganzen Bau nicht richtig erkannt hat. Leider konnte ich keine *Segestria bavarica* zur Untersuchung bekommen; die Grundverschiedenheiten aber, die zwischen den Ergebnissen meiner und der Bertkauschen Untersuchung sich herausgestellt haben, lassen darauf schließen, daß in dieser Forschung noch nicht das letzte Wort gesprochen worden ist. Und doch spricht vieles für die Richtigkeit meiner Untersuchungen. Wir haben in dieser Arbeit überall nachgewiesen, daß die Copulationsorgane einzelner Species innerhalb einer Gattung in ihrem Bau stets dieselben Grundzüge zeigen, wie z. B. die Therideoidae, Linyphiidae, Lycosidae (Järvi) usw. Und diese Übereinstimmung erstreckt sich nicht nur auf den Bau der Copulationsorgane im allgemeinen, sondern die einzelnen winzigen Gebilde lassen sich stets bei allen Species einer Gattung verfolgen. Bertkau behauptet, daß die Samenbehälter der *Segestria bavarica* nach außen durch eine weite Öffnung ausmünden; ich aber habe gefunden, daß bei *Segestria senoculata* die Samenbehälter und ihre Einführungsgänge Derivate der Vagina sind und in die letztere einmünden. Solche zwei grundverschiedene Verhältnisse können natürlich innerhalb einer und derselben Gattung nicht auftreten. Wenn ich an der Richtigkeit meiner Auffassung festhalte, stütze ich mich in erster Linie auf tadellose Schnittserien und zweitens auf den Befund, daß auch bei der zweiten Gattung der Familie der Dysderoidae, bei der *Dysdera Cambridgei* Thor, die Samenbehälter auch Derivate der Scheiden sind; dieses so wichtige Merkmal, welches für zwei Gattungen gültig ist, erstreckt sich sicherlich auf sämtliche Species dieser Gattung. Alles in allem muß auch die *Segestria bavarica* nach dem Typus der *Segestria senoculata* gebaut sein, der sie auch, wie wir später erfahren werden, in bezug auf ihre Copulationsorgane sehr ähnlich ist. Was uns bei der Betrachtung der Copulationsorgane der *Segestria senoculata* auffällt, ist die Tatsache, daß der innere

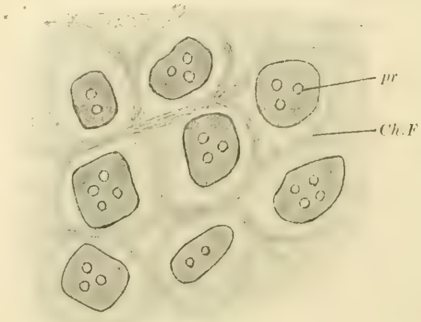
Copulationsapparat dieser Species ein Abkömmling der Vagina ist, wie auch bei der Gattung *Atypus* und *Tetragnatha* festgestellt wurde, d. h. die Samenbehälter mit ihren Einführungsgängen münden nicht frei nach außen, sondern in die Vagina, so daß man äußerlich außer der Genitalspalte keine besondere Öffnung bemerken kann (Textfig. 31 *G.S*). Von dieser langen schmalen Spalte geht, nach vorn allmählich schmaler werdend, eine abgeplattete Vagina (*vg*) aus. An der vorderen Seite der Vagina befindet sich die Mündung eines kurzen, etwas geschlängelten Kanals, der von einer kleinen ovalen Blase ausgeht (*rec.sem.ant*). Diese Blase ist ein Samenbehälter, den wir als den »vorderen« Samenbehälter bezeichnen wollen. Wenn man jetzt die BERTKAUsche Beschreibung und besonders die Abbildung des Copulationsapparates der *Segestria bavarica* betrachtet, errät man leicht, daß BERTKAU diesen vorderen Samenbehälter für »einen Sack mit der Öffnung, in welchem ein Kanal läuft«, gehalten hat. Der Vergleich der beiden Zeichnungen zeigt dies am deutlichsten. Wenn man einen Sagittalschnitt durch den Copulationsapparat der *Segestria senoculata* betrachtet (Fig. 5), so findet man, daß der vordere Samenbehälter an der vorderen Wand der Vagina einmündet (*rec.sem.ant*). Der Copulationsapparat wird noch weiter dadurch kompliziert (Textfig. 31), daß die Vagina noch vier Ausstülpungen bildet: eine mittlere (*rec.sem.med*), zwei seitliche (*rec.sem.lat*) und eine große hintere (*rec.sem.pst*), die sich in Gestalt eines Sackes nach hinten erstreckt. Diese Ausstülpungen sind die weiteren vier Samenbehälter. Am besten sieht man ihre Lageverhältnisse auf dem Sagittalschnitt (Fig. 5), Hier bemerkt man, was auf der Textfig. 31 nicht sichtbar war, daß zwischen dem vorderen Samenbehälter (*rec.sem.ant*) und dem mittleren (*rec.sem.med*), die Vagina (*vg*) mit dem Uterus internus durch einen abgeplatteten Gang in Verbindung



Textfig. 31.

Copulationsapparat von *Segestria senoculata*, schematisiert. *rec.sem.ant*, vorderer, *rec.sem.lat*, seitlicher; *rec.sem.med*, mittlerer; *rec.sem.pst*, hinterer Samenbehälter; *vg*, Vagina; *G.S*, Genitalspalte.

steht. Weiter sieht man den sehr kurzen mittleren Samenbehälter (*rec.sem.med*) und darüber einen von den beiden seitlichen Samenbehältern, der mit seiner Spitze nach vorn und hinten gebogen ist (*rec.sem.lat*). Von der Genitalspalte nach hinten läuft ein großer, am Ende zugespitzter Sack, der als »hinterer« Samenbehälter (*rec.sem.pst*) bezeichnet wird. Er entspringt von der hinteren Wand der Vagina, erstreckt sich weit über der Genitalspalte nach hinten und berührt mit seinem zugespitzten Ende die Bauchseite des Abdomens. Was die histologische Beschaffenheit des Copulationsapparates anbetrifft, so bestehen die sämtlichen Samenbehälter und die Auskleidung der Vagina aus einem ganz besonders durchsichtigen homogenen Chitin, welches sehr erschwert, die verschiedenen Teile des Copulationsapparates auseinander zu halten! Bei starker Vergrößerung sieht man an den mit Kalilauge behandelten Präparaten, daß das Chitin der seitlichen und besonders der hinteren Samenbehälter von kleinen polygonal abgerundeten Plättchen besetzt ist, was schon von Bertkau (1875) bei *Segestria bavarica* als »Verhornung des Chitins« beschrieben worden ist. Es ist aber Bertkau entgangen, daß jedes dieser Plättchen in seiner Mitte zwei bis sechs große Poren aufweist (Textfig. 32 *pr*). Die Bedeutung dieser Plättchen und der Poren wird später ausführlich besprochen. Die Chitinwand ist an der Spitze des vorderen (*rec.sem.ant*) Samenbehälters von feinen Poren durchsetzt (Fig. 6 *Pr*), was eine mächtige Ausbildung des sie von außen umgebenden Epithels voraussetzt. Und in der Tat, wendet man eine starke Vergrößerung an, so wird man sofort merken, daß diese Poren die Öffnungen feiner Kanäle sind, die in das Epithel führen und ohne Zweifel die Drüsenkanäle (*d.gl*) darstellen, die das Secret ins Innere der Samenbehälter leiten. Einen ähnlichen Fall haben wir schon bei der *Agalena labyrinthica* gehabt, was noch mehr meine Annahme bestätigt, daß wir es damals mit einem Rest des Samenbehälters zu tun hatten. Bei der *Segestria senoculata* ist diese Umwandlung nicht so weit vorgeschritten; der Samenbehälter,



Textfig. 32.

Chitinwand des hinteren Samenbehälters von *Segestria senoculata*. Stark vergrößert. *pr*. Poren; *Ch.F*. Chitinfalten.

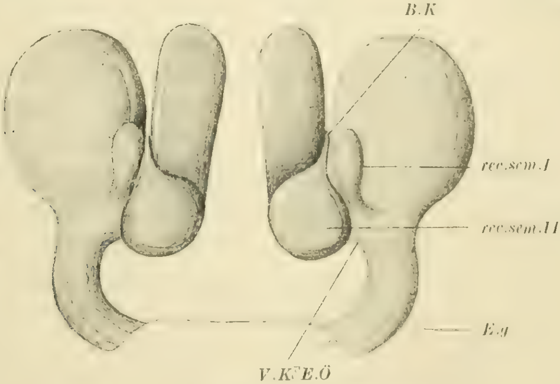
der eine Blase mit geringem Lumen darstellt, ist noch erhalten. Das den vorderen Samenbehälter umgebende Drüsenepithel besteht aus sehr lang gestreckten Zellen, deren Kerne an der Peripherie liegen (*n.gl*); außerdem befindet sich eine große Anzahl von kleineren Kernen (*n.ep*) dicht an der Chitinwand zwischen den Drüsenkanälchen. Der Uterus internus und die Vagina stellen in histologischer Beziehung nichts Bemerkenswertes dar; nur das Chitin der Vaginalwand, besonders der hinteren, ist ungewöhnlich stark und durchsichtig, und die darunter liegende Hypodermis besteht aus sehr schmalen und langen Zellen. Der mittlere Samenbehälter hat die Gestalt eines langgezogenen Kegels (*rec.sem.med*). Das Chitin des mittleren Samenbehälters weist keine Poren auf, und dementsprechend ist das umgebende Epithel ganz flach und niedrig. Die größte Aufmerksamkeit ziehen die beiden seitlichen und der hintere Samenbehälter auf sich. Die beiden ersteren (Textfig. 31 *rec.sem.lat*) haben eine keulenförmige Gestalt und münden in die Vagina über dem mittleren und kurz vor dem hinteren Samenbehälter ein. Der hintere Samenbehälter läuft leicht gebogen nach hinten, bis er mit seiner Spitze die Hypodermis der Bauchwand berührt (Textfig. 31 *rec.sem.pst*). Der hintere und die seitlichen Samenbehälter, die eine fast durchsichtige Chitinwand besitzen, sind mit polygonal abgerundeten Plättchen bedeckt. Zwischen diesen Plättchen, die aus einer dunkleren Modifikation des Chitins bestehen, ist das Chitin vielfach gefaltet, so daß auf den Schnitten die ganze Chitinwand der Samenbehälter gezackt und ausgebuchtet erscheint. Jedes Plättchen besitzt in der Mitte zwei bis sechs sehr große Poren (Textfig. 32 *Pr*). Man kann natürlich voraussagen, daß diese Poren Ausführungsgänge des Drüsenepithels sind. Und wir finden in der Tat bei der Betrachtung eines stark vergrößerten Teiles der Wand des hinteren Samenbehälters (Fig. 7), daß das Epithel stark entwickelt ist und aus zweierlei Zellen besteht: einerseits aus langen und schmalen Zellen mit kleinen ovalen, dunkel gefärbten Kernen (*n.ep*), diese Zellen stellen wahrscheinlich Stützzellen dar, und anderseits aus großen spindelförmigen Zellen, die sehr große blaßgefärbte Kerne besitzen (*n.gl*). Jede dieser letzteren Zellen mündet in eine der Poren des Chitinplättchens (*Pr*) und weist stets im Innern ein feinkörniges Secret auf (*sec*). Ganz ähnlich gebaut sind auch die seitlichen Samenbehälter. Das ist ungefähr alles, was sich über den Bau des Copulationsapparates der *Segestria senoculata* sagen läßt. Die *Segestria senoculata* stellt eine Species dar, welche auch in der Ausbildung ihrer Copulationsorgane sehr primitiv ist. Die vaginale Herkunft der inneren Copulationsorgane, die große Anzahl voneinander unabhängiger Samenbehälter (5), das alles sind Züge, die einen primitiven Charakter verraten. In dieser Hinsicht steht die *Segestria senoculata* in einer Reihe mit *Atypus*, *Scythodes*, *Dysdera* u. a. Wie die Copulationsorgane der Gattungen *Harpactes* und *Dysdera* gebaut sind, kann ich nicht bestimmt sagen. *Harpactes* ist eine seltene Species, von welcher ich nur ein unreifes Weibchen besaß; die *Dysdera Cambridgei*, die ich nicht eingehend untersucht habe, zeigt eine große Ähnlichkeit mit *Segestria senoculata*. Die inneren Copulationsapparate sind Derivate der Vagina und in Gestalt eines hinteren und zweier seitlicher Samenbehälter ausgebildet, die wahrscheinlich denen der *Segestria senoculata* homolog sind, da das Chitin dieser Samenbehälter auch mit polygonal abgerundeten Plättchen bedeckt ist. Diese äußerlich schon so ähnlich aussehenden Gattungen werden vielleicht auch im Bau ihrer Copulationsorgane viele gemeinsame Züge aufweisen, wozu aber ein genaues Studium derselben notwendig ist.

7. Die Familie der Drassoidae Thor.

Die Familie der Drassoidae schließt eine verhältnismäßig geringe Anzahl von einzelnen Gattungen ein, von denen die Gattungen *Drassus*, *Zora*, *Chiracanthium*, *Prosthesima* und *Clubiona* die wichtigsten sind. Die meisten dieser Spinnen zeigen in ihrer Lebensweise, ihrer Farbe und ganz im äußeren Habitus viel Ähnlichkeit miteinander. Es sind größtenteils nächtlich lebende Tiere, von blaßbrauner oder dunkler Farbe; am Tage halten sie sich unter Steinen und abgefallenem Laub auf, wo sie sich in einen Sack, welcher ihnen als Wohnung dient, einspinnen. Im Einklang mit dieser Lebensweise steht, wie mir scheint, die Eigentümlichkeit, daß sie einen sehr schwach entwickelten äußeren Copulationsapparat (Epigyne) besitzen. Es ist selbstverständlich, daß es für Tiere, welche durch enge Löcher durchschlüpfen, unter flach liegende Steine kriechen müssen, nicht nur unnütz, sondern einfach auch schadenbringend wäre, wenn sie eine stark entwickelte Epigyne mit allen ihren Anhängseln haben würden, die ihnen doch bloß zum Hindernis gereichten. Es läßt sich vermuten, daß bei den Gattungen, welche in ihrer Lebensweise, ihrem Habitus und ihrer Farbe so viel Ähnlichkeit miteinander aufweisen, im Bau ihrer inneren Organe, in erster Linie der Copulationsapparate, eine weitgehende Übereinstimmung stattfindet. Das ist aber nicht der Fall. Wie ich schon vorher nachgewiesen habe, sind die Copulationsorgane der verschiedenen Gattungen innerhalb einer Familie gar nicht miteinander vergleichbar. Diese Annahme ist auch innerhalb der Familie der Drassoiden nicht der Fall. Während die Copulationsorgane der Gattungen *Zora*, *Drassus*, *Chiracanthium* und *Prosthesima* äußerst einfach gebaut sind, erreichen sie bei der Gattung *Clubiona* eine ungewöhnliche Kompliziertheit. Meine Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf die Gattung *Clubiona*, von welcher ich eine große Anzahl einzelner Arten besaß. Die andern wurden nur als Vergleichsmaterial berücksichtigt, teils weil sie in ungenügender Anzahl vorhanden waren, teils weil sie wegen der Einfachheit ihrer Copulationsorgane schon von Menge (1866/1879) ganz richtig beschrieben und abgebildet worden sind. Die am genauesten untersuchte Gattung *Clubiona* verdient, von allen zuerst besprochen zu werden. Anfangs untersuchte ich nur zwei Arten dieser großen Gattung, und zwar die *Clubiona phragmitis* C. L. K. und *Clubiona pallidula* Cl. Die vollkommene Homologie ihrer Copulationsorgane wurde leicht festgestellt, und ich wollte mich damit begnügen, weil die andern *Clubiona*-Species mir zuerst fehlten. Bei oberflächlicher Betrachtung waren sie so von dem Typus der zwei ersten abweichend, daß man kaum vermuten konnte, daß sie einen so übereinstimmenden Bau ihrer Copulationsorgane zeigen würden, wie es sich später ergab. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor zur Strassen, fühle ich mich verpflichtet an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank auszusprechen, weil er meine Aufmerksamkeit auf diese scheinbare Verschiedenheit der Copulationsorgane lenkte und dadurch mich zu weiteren Untersuchungen veranlaßte. Die Resultate dieser Untersuchungen zeigten eine so vollkommene Übereinstimmung im Bau, eine so weitgehende Homologie der einzelnen Teile der Copulationsorgane, wie es kaum bei einer andern Gattung festzustellen ist. Außer diesen beiden oben erwähnten Arten *Clubiona phragmitis* C. L. K. und *Clubiona pallidula* Cl. wurden noch folgende Species untersucht: *Clubiona germanica* Thor, *Clubiona brevipes* Bl., *Clubiona montana* L. Koch, *Clubiona marmorata* L. Koch, *Clubiona frutetorum* L. Koch und *Clubiona corticalis* Walck. Die *Clubiona phragmitis* und *Clubiona pallidula* zeigen im Bau ihrer Copulationsorgane eine solche Ähnlichkeit, daß ihre nahe Verwandtschaft keinem Zweifel unterliegt. Mit diesen zwei Species beginnen wir unsre Betrachtung, weil bei ihnen die Rückbildung der einzelnen Teile der Copulationsorgane nicht so weit wie bei den übrigen vorgeschritten ist und daher den Grundplan des Baues der ganzen Gattung leicht erkennen lassen.

Clubiona phragmitis C. L. Koch.

Menges Beschreibungen und Abbildungen dieser Species sind meist nicht nur unklar und undeutlich, sondern vielfach ganz falsch, weil die Vergrößerungen, welche Menge bei seinen Untersuchungen benutzte, zu schwach waren, um alle Einzelheiten zu erkennen. Die *Clubiona phragmitis* C. L. Koch bezeichnet Menge (1866/1879) als *Clubiona holosericea* Degeer und gibt folgende Beschreibung ihrer Copulationsorgane: »Über der Genitalspalte liegen zu beiden Seiten zwei rundliche Öffnungen, welche durch zwei kurze Kanäle zu den länglichen kleinen dunkleren Samentaschen führen, die durch Quergänge mit den größeren Samentaschen in Verbindung stehen.« Weder die Beschreibung noch die dazu beigefügten Abbildungen, welche wegen ihrer Winzigkeit nur auf die Zugehörigkeit zu der Gattung *Clubiona* schließen lassen, entsprechen den richtigen Verhältnissen des Copulationsapparates der *Clubiona phragmitis.* Nach meinen Untersuchungen ist der Copulationsapparat dieser Species folgendermaßen gebaut: Die kurzen dicken Einführungsgänge (Textfig. 33 *E.G*) führen zuerst in die beiden großen ovalen Blasen (*rec.sem.I*), welche die primären Samenbehälter sind. Die Auskleidung dieser Samenbehälter und der Einführungsgänge besteht aus einem feinen, fast durchsichtigen Chitin. Diese Beschaffenheit des Chitins, die auf den ersten Blick von geringer Bedeutung erscheinen mag, ist von großer Wichtigkeit für die spätere Homologisierung der entsprechenden Teile bei den andern *Clubiona*-Species, die sonst wegen der manchmal unglaublichen Umwandlung,



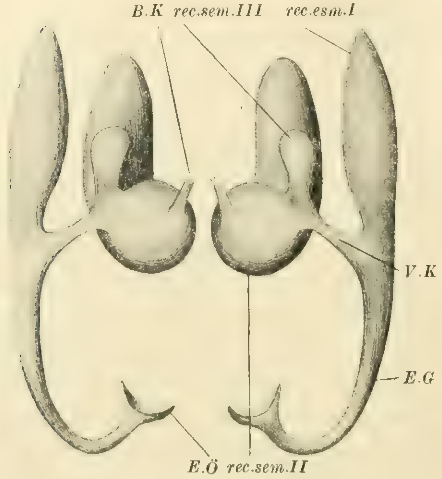
Textfig. 33.

Copulationsapparat von *Clubiona phragmitis.* *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.III* tertiärer Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *V.K*, Verbindungskanal; *E.g*, Einführungsgang; *E.Ö*, Einführungsöffnung.

die die verschiedenen Teile erlitten haben, unmöglich wäre. An der Stelle, wo die Einführungsgänge in die primären Samenbehälter einmünden, entspringen seitlich nach innen zu kurze Verbindungskanäle (*V.K*), welche zu den kleineren dunkelgefärbten sekundären Samenbehältern führen (*rec.sem.II*). Die sekundären Samenbehälter stellen schlauchförmige Säcke dar, die in ihrem unteren Teil knieförmig gebogen sind und dadurch in zwei Abschnitte zerfallen: in einen vorderen, der sich fingerartig nach vorn streckt, und einen hinteren, der als kugelige Blase nach unten ins Innere des Körpers hervorragt. Der kugelige Abschnitt des sekundären Samenbehälters entsendet nach oben einen feinen Kanal (*B.K*), der, wie ich später bei den Untersuchungen der andern *Clubiona*-Species nachgewiesen habe, zum Zwecke der inneren Befruchtung dient. Er ist daher den Befruchtungskanälen der Gattungen der Theridioidae, Agaleonidae und andern vollständig analog. Aus diesem Grunde behalte ich für diese Kanäle der Gattung *Clubiona* die Bezeichnung Befruchtungskanäle bei. Das Vorhandensein dieser Befruchtungskanäle ist von großer Bedeutung: erstens zeigt es, daß auch bei *Clubiona*-Arten die innere Befruchtung der Eier vor der Eiablage erfolgt und zweitens ist es in Verbindung mit andern Merkmalen allen von mir untersuchten *Clubiona*-Arten eigen und bildet somit ein sicheres Kennzeichen dieser Gattung. An der Stelle, wo der Verbindungskanal in den sekundären Samenbehälter einmündet, findet man eine kleine Blase, die ich als tertiären Samenbehälter bezeichnet habe (*rec.sem.III*). Dieser tertiäre Samenbehälter, den Menge (1866—1879) wegen seiner Winzigkeit übersehen hat, bildet das wichtigste Merkmal, das die ganze Gattung *Clubiona* kennzeichnet; er fehlt keiner von mir untersuchten *Clubiona*-Species, obwohl er bei manchen sehr stark rückgebildet erscheint. Die geringe Größe der tertiären Samenbehälter schon bei *Clubiona phragmitis* weist darauf hin, daß sie kaum eine Rolle als Samenbehälter spielen können. Vermutlich haben sie die Funktionen von Drüsen angenommen, wie es bei *Agalena labyrinthica* der Fall war. Und tatsächlich erkennt man, daß das Chitin besonders an den Spitzen der tertiären Samenbehälter von sehr großen Poren durchsetzt ist, was stets auf eine secretorische Funktion des dieses Chitin umgebenden Epithels hindeutet. Leider war ich nicht imstande, diese und folgende Species zu schneiden; die vollkommene Übereinstimmung im Bau ihrer Copulationsorgane mit denen der übrigen *Clubiona*-Arten, von denen ich vortreffliche Schnitte erhalten habe, läßt vermuten, daß auch bei den vorhin erwähnten Arten sich gleiche Resultate herausgestellt haben würden. Die *Clubiona phragmitis*, bei der alle wichtigsten Merkmale des Copulationsapparates noch keine störende Umwandlung erlitten haben, und die deswegen für eine typische Form der Gattung *Clubiona* gehalten werden kann, wollen wir in unsrer Untersuchung als Ausgangspunkt betrachten. Wir sind bestrebt klarzulegen, daß bei aller Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Copulationsorgane der andern *Clubiona*-Species doch immer gemeinsame Züge sich finden lassen, durch welche wir dann in der Lage sind, die kompliziertesten und scheinbar vollkommen verschieden gestalteten Copulationsorgane auf die typische Form der *Clubiona phragmitis* zurückzuführen. Daher fassen wir jetzt die Ergebnisse der Untersuchungen über den Copulationsapparat der *Clubiona phragmitis* zusammen. Äußerlich keine Epigyne; auf beiden Seiten der Genitalspalte befinden sich zwei runde Einführungsöffnungen, die durch kurze Einführungsgänge mit den beiden primären Samenbehältern in Verbindung stehen. An der Einmündungsstelle der Einführungsgänge in die primären Samenbehälter entspringen einwärts zwei kurze Verbindungskanäle, die mit den beiden knieförmig gebogenen sekundären Samenbehältern kommunizieren. Von den letzteren gehen die beiden feinen Befruchtungskanäle aus. Auf den Verbindungskanälen findet man die beiden tertiären Samenbehälter, die bei dieser Species noch ansehnlich entwickelt sind. Von der *Clubiona phragmitis* kann man alle übrigen *Clubiona*-Species entstanden denken und in letzter Linie die *Clubiona pallidula*.

Clubiona pallidula Cl.

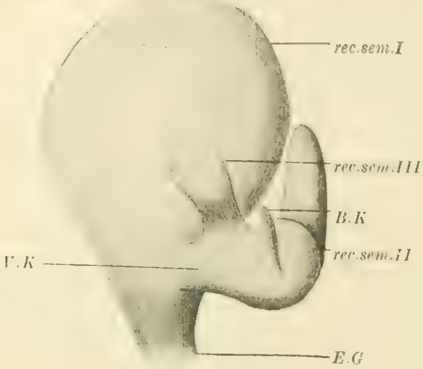
Menge (1866/1879) gibt bei seiner Beschreibung der *Clubiona pallidula* wieder keine brauchbare Abbildung des Copulationsapparates. Wegen der Ähnlichkeit mit *Clubiona phragmitis* begeht er denselben Irrtum, er läßt auch hier wieder die Einführungsgänge in die sekundären Samenbehälter einmünden. Die tertiären Samenbehälter findet Menge wieder nicht, obwohl sie bei dieser Species am deutlichsten sichtbar sind. Diese Art zeichnet sich von den andern Species dadurch aus, daß sie eine schwach entwickelte Epigyne besitzt, die in der Textfig. 34 der Übersichtlichkeit wegen weggelassen ist. Alle die Merkmale, die dem Copulationsapparat der *Clubiona phragmitis* eigen sind, findet man in fast unverändertem Zustande bei *Clubiona pallidula* wieder. Die zwei kugelrunden Einführungsöffnungen (Textfig. 34 *E.O*) führen in die beiden Einführungsgänge (*E.G*), welche bei dieser Species sehr lang und schmal sind. Die Einführungsgänge münden in ihrem direkten Verlauf in die beiden primären Samenbehälter, welche hier ohrenförmig spitz ausgezogen sind und wieder aus demselben durchsichtigen Chitin bestehen, wie bei *Clubiona phragmitis* (*rec.sem.I*). Von den Einführungsgängen gehen nach einwärts die beiden schmalen, ziemlich langen Verbindungskanäle aus (*V.K*), die, sich ein wenig erweiternd, in zwei knieförmig gebogene sekundäre Samenbehälter einmünden (*rec.sem.II*). An dem erweiterten Teile der Verbindungskanäle sitzen die beiden kleinen tertiären Samenbehälter (*rec.sem.III*). Die sekundären Samenbehälter, die wie gewöhnlich aus einem dunkelbraunen Chitin bestehen, tragen an ihren kugeligen Enden die uns schon bekannten Befruchtungskanäle (*B.K*). Die tertiären Samenbehälter sind in der Größe denen der *Clubiona phragmitis* ungefähr gleich; sie sind auch von großen Poren durchsetzt, was bestimmt auf die Funktion einer Drüse schließen läßt. Wie man also aus dieser Beschreibung und Abbildung ersehen kann, bestehen zwischen den Copulationsorganen der *Clubiona pallidula* und der *Clubiona phragmitis* die Unterschiede nur in der Größe der einzelnen Teile. Die Einführungsgänge der *Clubiona pallidula* sind länger und dünner, die Samenbehälter nicht rund, sondern spitz ausgezogen, die Verbindungskanäle länger, so daß sie sich nicht so eng den primären Samenbehältern anschmiegen. Die sekundären Samenbehälter sind kürzer als bei *Clubiona phragmitis*, nehmen aber in der Dicke zu und sind sehr dunkel gefärbt. Überhaupt ist der ganze Copulationsapparat der *Clubiona pallidula* viel eleganter und leichter gebaut, als der plumpe und solide Copulationsapparat der *Clubiona phragmitis*. Welche von diesen beiden Formen die primitivste sein könnte, ist fast unmöglich zu entscheiden. Möglicherweise lassen sich beide von einer gemeinsamen Stammform ableiten, weil, soweit aus der Arbeit von Menge ersichtlich ist, noch einige *Clubiona*-Species existieren, die den beiden vorhin genannten sehr ähnlich sind, z. B. *Clubiona grisea* C. L. Koch u. a. Die nächste unsrer



Textfig. 34.

Copulationsapparat von *Clubiona pallidula*. *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.II*, sekundärer und *rec.sem.III*, tertiärer Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *V.K*, Verbindungskanal; *E.G*, Einführungsgang; *E.Ö*, Einführungsöffnung.

Betrachtung vorliegende Art, die *Clubiona germanica*, sowie die übrigen *Clubiona*-Species, bilden eine Gruppe in der die Homologisierung der Copulationsorgane nicht so leicht durchzuführen ist und in der man bei oberflächlicher Betrachtung keine Spur von Ähnlichkeit erblicken kann. Die sehr geringe Größe der wichtigsten Abschnitte der Copulationsapparate, der zierliche Bau derselben bedingen, daß man die Einzelheiten nur bei Anwendung sehr starker Vergrößerung erkennen kann.

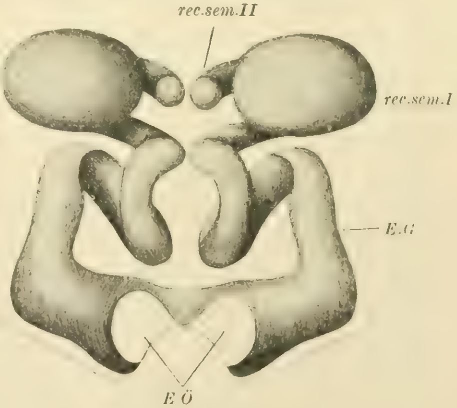


Textfig. 35.

Copulationsapparat von *Clubiona germanica* von vorn gesehen. *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.II*, sekundärer und *rec.sem.III*, tertiärer Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *B.K*, Befruchtungskanal; *V.K*, Verbindungskanal.

Clubiona germanica Thor.

Wenn man den Copulationsapparat dieser Species von vorn betrachtet (Textfig. 35), so wird man nicht glauben, daß dieser einer *Clubiona* gehört. Es scheinen alle wichtigsten Abschnitte zu fehlen: die sekundären und tertiären Samenbehälter, die Befruchtungskanäle usw. Man kann die stärkste Vergrößerung anwenden, doch findet man nichts, was an diese fehlenden Teile erinnern könnte. Und doch ist die *Clubiona germanica* sehr nahe mit der *Clubiona pallidula* und *Clubiona phragmitis* verwandt. Betrachtet man den Copulationsapparat der *Clubiona germanica* von der hinteren Seite, so bemerkt man folgendes (Textfig. 36): An der Übergangsstelle des Einführungsganges in den primären Samenbehälter (*rec.sem.I*) läuft ein kurzer dicker Verbindungskanal (*V.K*), der, sich allmählich erweiternd, in den kugeligen Abschnitt des sekundären



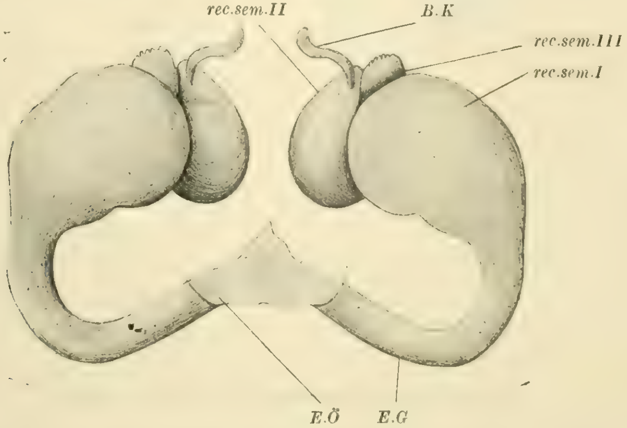
Textfig. 36.

Copulationsapparat von *Clubiona germanica* stark vergrößert, von der Hinterseite betrachtet. *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.II*, sekundärer Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *E.Ö*, Einführungsöffnung.

Samenbehälters (*rec.sem.II*) mündet. Der andre fingerförmige Abschnitt des sekundären Samenbehälters ragt weit nach vorn hervor. Der kugelige Teil des sekundären Samenbehälters besitzt einen gut entwickelten Befruchtungskanal (*B.K*), der frei im Raume endet; die Lage des tertiären Samenbehälters ist dieselbe wie bei *Clubiona phragmitis* und *Clubiona pallidula.* Er weist wieder große Poren auf, die seine Homologie mit dem der andern *Clubiona*-Arten bestätigen. Vergleichen wir die Textfig. 36, 34, 33, so fällt uns sofort die außerordentlich große Ähnlichkeit dieser Copulationsapparate auf. Es ist anzunehmen, daß sich der Copulationsapparat der *Clubiona germanica* aus dem der *Clubiona phragmitis* oder *Clubiona pallidula* entwickelt hat. Die Einführungsgänge haben sich dabei aus irgendwelchem Grunde verlängert und, um den gegebenen Raum auszunutzen, vielfach geknickt und gebogen. Der obere Abschnitt des Apparates erlitt keine Veränderung. Die sekundären und tertiären Samenbehälter haben ihre Lage beibehalten und sind nur kleiner geworden. Die Hauptrolle spielten die primären Samenbehälter. Da die beiden andern, die sekundären und tertiären, in ihrer Größe sehr abgenommen haben und nur als kleine Anhängsel der primären geblieben sind, haben sie zweifellos ihre samenaufnehmende Funktion verloren und sich in Drüsen umgewandelt. Bei MENGE (1866/1879) findet man leider keine Beschreibung der *Clubiona germanica*; CHYZER und KULCZINSKY (1891/1897) geben eine gute Abbildung der beiden Einführungsöffnungen, d. h. der Epigyne. THORELL (1870) identifiziert diese *Clubiona germanica* mit *Clubiona grisea* C. L. Koch, diese zeigt jedoch im Bau ihres Copulationsapparates ganz andre Verhältnisse, was aus der Arbeit von MENGE ersichtlich ist. Die nahe Verwandtschaft der *Clubiona pallidula* und *Clubiona phragmitis*, die durch diese Untersuchungen festgestellt ist, kann uns vielleicht bei der wegen des Fehlens der Epigyne so schwierigen Bestimmung der verschiedenen *Clubiona*-Species helfen. Die folgende *Clubiona*-Species, zu der wir uns jetzt wenden, ist

Clubiona brevipes Bl.

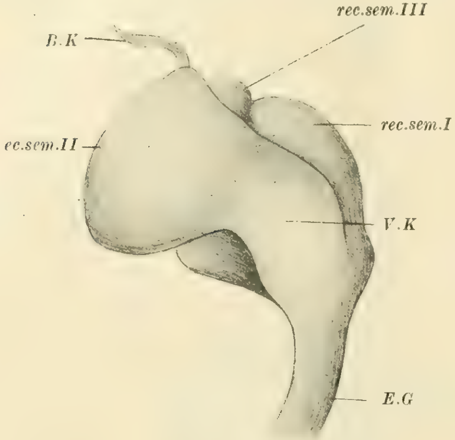
Diese sehr häufige *Clubiona* lebt vorzugsweise im Laubwerk der Eichenbäume. Es ist merkwürdig, daß MENGE diese häufigste von allen *Clubiona*-Species in seiner Arbeit gar nicht beschrieben hat. Möglicherweise ist MENGES *Clubiona tridens* Mge. mit der *Clubiona brevipes* identisch. Mit Bestimmtheit läßt sich dies jedoch nicht behaupten, da die Abbildung der *Clubiona tridens* sehr klein und undeutlich ist. Von der *Clubiona brevipes* besaß ich eine große Anzahl von Exemplaren, so daß ich einige davon in Schnitte zerlegen konnte. Der Copulationsapparat dieser *Clubiona*-Species ist folgendermaßen gebaut. Kurz über der Genitalspalte befinden sich zwei Einführungsöffnungen (Textfig. 37 *E.Ö*), die am Rande einer flachen dreieckigen Grube liegen; sie führen in zwei große, nach aufwärts gebogene Einführungsgänge (*E.G*), die nach kurzem Verlauf in die großen birnförmigen primären Samenbehälter (*rec.sem.I*) übergehen. Textfig. 37 stellt den Copulationsapparat der *Clubiona brevipes* von seiner vorderen Seite gesehen dar. Die großen primären Samenbehälter verdecken teilweise die übrigen Abschnitte des Copulationsapparates. Doch lassen sich die charakteristischen Teile mit ziemlicher Sicherheit erkennen. So findet man z. B. sofort die sekundären Samenbehälter (*rec.sem.II*) mit ihren Befruchtungskanälen (*B.K*) und auch sogar die tertiären Samenbehälter (*rec.sem.III*), die man an ihren gezackten Enden erkennen kann. Betrachten wir jetzt den Copulationsapparat von der hinteren Seite, so finden wir folgendes (Textfig. 38). Wie es bei allen Clubionen der Fall ist, entspringt der sekundäre Samenbehälter dort, wo der Einführungsgang in den primären Samenbehälter einmündet. Er wird durch einen kurzen, sehr dicken Verbindungskanal (Textfig. 38 *V.K*) mit dem primären Samenbehälter verbunden. Eine knieförmige Gestalt, die der sekundäre Samenbehälter der *Clubiona phragmitis*, *Clubiona pallidula* und *Clubiona*



Textfig. 37.

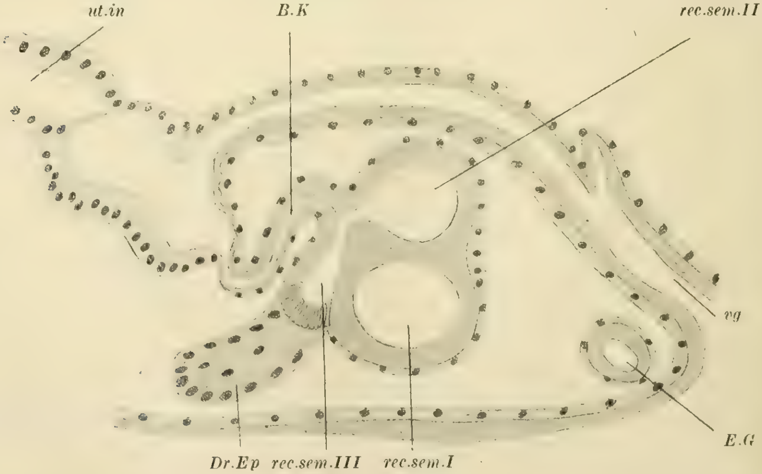
Copulationsapparat von *Clubiona brevipes*. *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.II*, sekundärer und *rec.sem.III*, tertiärer Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *E.G*, Einführungsgang; *E.Ö*, Einführungsöffnung.

germanica zeigte, ist bei *Clubiona brevipes* nicht mehr zu erkennen; der sekundäre Samenbehälter dieser Form ist sackförmig gestaltet. Der tertiäre Samenbehälter ist wegen der Verwachsung der beiden ersteren fest zwischen ihnen eingeklemmt, so daß man sich nur auf den Schnitten einen klaren Begriff verschaffen kann, wie er sich eigentlich zu den beiden andern verhält. Das ist alles, was man bei dem Studium des Kalilaugepräparates sehen kann. Betrachten wir jetzt den Sagittalschnitt durch den ganzen Copulationsapparat der *Clubiona brevipes.* Die lange und schmale Vagina (Textfig. 39 *V.G*) führt in ihrem direkten Verlauf zu einer Erweiterung, die sich vor dem Uterus internus (*ut.in*) befindet und mit demselben verbunden ist. Diese Erweiterung ist an ihrer unteren Wand mit einem sehr hohen cylindri-



Textfig. 38.

Copulationsapparat von *Clubiona brevipes* von der Hinterseite gesehen. *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.II*, sekundärer und *rec.sem.III*, tertiärer Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *E.G*, Einführungskanal; *V.K*, Verbindungskanal.



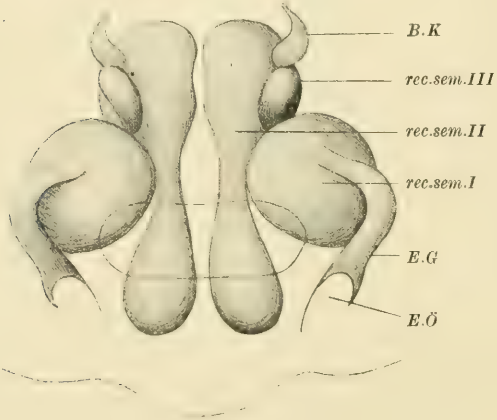
Textfig. 39.

Längsschnitt durch den Copulationsapparat von *Clubiona brevipes.* *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.II*. sekundärer und *rec.sem.III*, tertiärer Samenbehälter; *vg*, Vagina; *E.G*, Einführungsgang; *Dr.Ep*, Drüsenepithel; *B.K*, Befruchtungskanal; *ut.in*, Uterus internus.

schen Epithel ausgekleidet. Weiter sieht man den großen primären Samenbehälter (*rec.sem.I*) und den darunter liegenden mit dem primären fest verwachsenen sekundären Samenbehälter (*rec.sem.II*). Von dem sekundären Samenbehälter geht einerseits der tertiäre Samenbehälter (*rec.sem.III*), an dessen Spitze die Epithelzellen eine Drüse gebildet haben, anderseits der Befruchtungskanal (*B.K*) aus. Spermaelemente trifft man im tertiären Samenbehälter selten und dann auch nur in spärlicher Anzahl. Die Geschichte des tertiären Samenbehälters vom Stadium seiner vollkommenen Entwicklung bei der *Clubiona pallidula* bis zu seiner vollständigen Rückbildung bei der *Clubiona montana* ist sehr lehrreich und zeigt uns, wie ein Organ durch die Aufnahme andrer Funktionen allmählich seiner Form verlustig geht. Ein Samenbehälter (die zur Aufnahme des Spermas bestimmte Blase) hat sich bei *Clubiona montana* schon zu einem Höckerchen umgewandelt. Nur die bestimmte Lage, die Porösität und andre Merkmale lassen auf seine frühere Funktion als Samenbehälter schließen. Der Befruchtungskanal, der aus dem sekundären Samenbehälter hervorgeht (Textfig. 39 *B.K*), ist ein schmaler, feiner Gang, der in die Erweiterung der Vagina einmündet. In dem Befruchtungskanal und in der Erweiterung habe ich stets Spermamassen gefunden, so daß hier die Frage der inneren Befruchtung als gelöst betrachtet werden kann. Der Befruchtungskanal und die Erweiterung wurde von uns auch bei der Gattung *Theridium* gefunden. Diese Verhältnisse lassen sich auch bei andern Spinnen (*Agalena tibellus*) nachweisen. Natürlich dürfen wir es nicht wagen, gleich auf nahe Verwandtschaft dieser Gattungen zu schließen. Diese Übereinstimmung in der Ausbildung der einzelnen Abschnitte der Copulationsorgane bei diesen Gattungen, die im System so weit auseinander stehen, bietet uns ein Beispiel, daß die Organe, welche für die Tiere von großer Wichtigkeit waren, bei ganz verschiedenen Gattungen, sogar Familien, eine ähnliche Ausbildung erlangten.

Clubiona marmorata L. Koch.

Von dieser *Clubiona*-Species, die eine Übergangsform zu der *Clubiona montana* und *Clubiona frutetorum* darstellt, besaß ich nur ein Exemplar, aus welchem ich ein Kalilaugepräparat hergestellt habe. Der ganze Bau des Copulationsapparates dieser Species zeigt sehr einfache Verhältnisse. Die zwei ziemlich weit voneinander entfernten Einführungsöffnungen (Textfig. 40 *E.Ö*) führen in die beiden kurzen und schmalen Einführungsgänge (*E.G*). Nach kurzem Verlauf münden dieselben in zwei große, fast kugelrunde primäre Samenbehälter (*rec.sem.I*), von denen die sekundären Samenbehälter ausgehen (*rec.sem.II*). Wie bei *Clubiona brevipes* sind auch bei der *Clubiona marmorata* die tertiären Samenbehälter zwischen die primären und sekundären eingeklemmt und von ihnen zum Teil verdeckt (*rec.sem.III*). Die primären Samenbehälter zeigen in ihrer Gestalt nichts Bemerkenswertes; die sekundären Samenbehälter aber haben eine gründliche Umwandlung erfahren, welche ihnen eine Form gab, die sich kaum mit der der oben erwähnten Arten vergleichen läßt. Sie sind in die Länge ausgezogen und haben eine hantelförmige Gestalt angenommen. Dessenungeachtet bleibt ihre Homologie mit den sekundären Samenbehältern der übrigen *Clubiona*-Species außer Zweifel, weil erstens ihre Lage und ihr enger Zusammenhang mit den primären Samenbehältern ihren Ursprung beweist und weil zweitens die Befruchtungskanäle (*B.K*) an ihren Spitzen für die richtige Auffassung ihrer Natur sprechen. Ganz auffällig ist die Ähnlichkeit der Copulationsapparate der *Clubiona marmorata* und *Clubiona brevipes*, zumal wenn man sich die unteren langgezogenen Teile der sekundären Samenbehälter der *Clubiona marmorata* entfernt denkt. Anderseits gleicht der Copulationsapparat der *Clubiona marmorata* demselben der *Clubiona montana* und *Clubiona frutetorum*, bei welchen auch die sekundären Samenbehälter besonders in die Länge gezogen sind. Die tertiären Samenbehälter (Textfig. 40 *rec.sem.III*), die sich zwischen den primären und sekundären befinden, gleichen ebenfalls denen der *Clubiona brevipes*, sind aber viel schwächer entwickelt, was auf einen Übergang zur *Clubiona montana* und *Clubiona frutetorum* hindeutet, wo sich die tertiären Samenbehälter nur in Gestalt kleiner Höckerchen finden lassen. Damit gelangen wir zu den letzten Vertretern der von mir untersuchten *Clubiona*-Gattung, den Vertretern, welche diese aufsteigende Reihe schließen und bei welchen



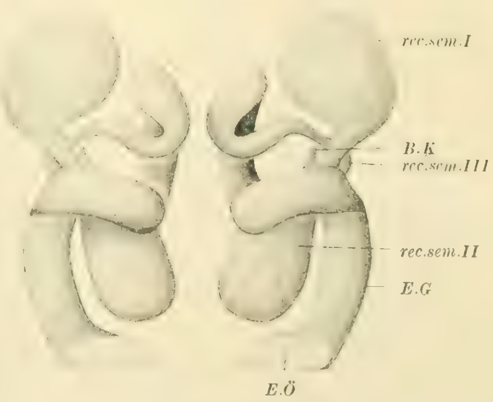
Textfig. 40.

Copulationsapparat von *Clubiona marmorata*. *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.II*, sekundärer und *rec.sem.III*, tertiärer Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *E.G*, Einführungsgang; *E.Ö*, Einführungsöffnung.

die Rückbildungserscheinungen, die wir überall verfolgt haben, besonders auffällig zutage treten. Am stärksten finden wir diese Rückbildungserscheinungen bei *Clubiona corticalis*, am schwächsten bei *Clubiona montana* ausgebildet. Mit der letzteren beginnen wir jetzt unsre Betrachtung:

Clubiona montana L. Koch.

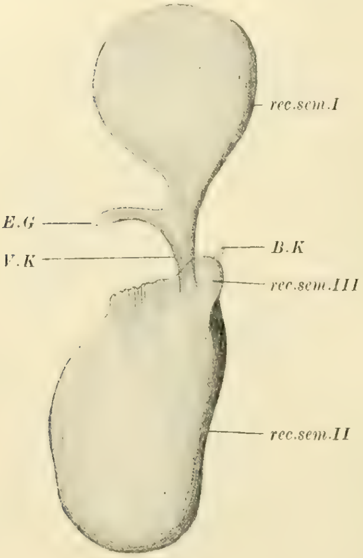
Diese kleine zierliche, nicht allzu häufige *Clubiona*-Species besitzt einen großen schöngefärbten Copulationsapparat. Die beiden großen Einführungsöffnungen (Textfig. 41 *E.Ö*), die sich dicht über der Genitalspalte befinden, führen in die beiden großen, aus blaß gefärbtem durchsichtigen Chitin bestehenden Einführungsgänge, welche zuerst nach vorn aufsteigen, eine Schleife nach einwärts beschreiben, sich wieder nach vorn wenden, eine Schleife nach aufwärts bilden, allmählich schmaler werden und in die beiden großen, kugelrunden primären Samenbehälter münden (*rec.sem.I*). Die primären Samenbehälter bestehen, wie bei allen *Clubiona*-Species, aus einem starken, durchsichtigen Chitin, das sich hier besonders verdichtet, so daß der Innenraum des Samenbehälters sehr beschränkt wird. Die von den Einführungsgängen halb verdeckten sekundären Samenbehälter (*rec.sem.II*) sind denen der übrigen Clubionen homolog; ihre Lage und Verbindung mit den primären Samenbehältern einerseits und anderseits die Tatsache, daß sie Träger der Befruchtungskanäle (*B.K*) und der tertiären Samenbehälter (*rec.sem.III*) sind, bestätigt die Richtigkeit dieser Auffassung. Betrachtet man Textfig. 42, die die Samenbehälter ohne Einführungsgänge darstellt, so bekommt man ein klares Bild von dem Bau der einzelnen Abschnitte dieses Copulationsapparates. Der schmale Endabschnitt des Einführungsganges (Textfig. 42 *E.G*) führt in den primären Samenbehälter (*rec.sem.I*) und gleichzeitig in den dünnen



Textfig. 41.

Copulationsapparat von *Clubiona montana* von vorn gesehen. *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.II*, sekundärer und *rec.sem.III*, tertiärer Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *E.G*, Einführungsgang; *E.Ö*, Einführungsöffnung.

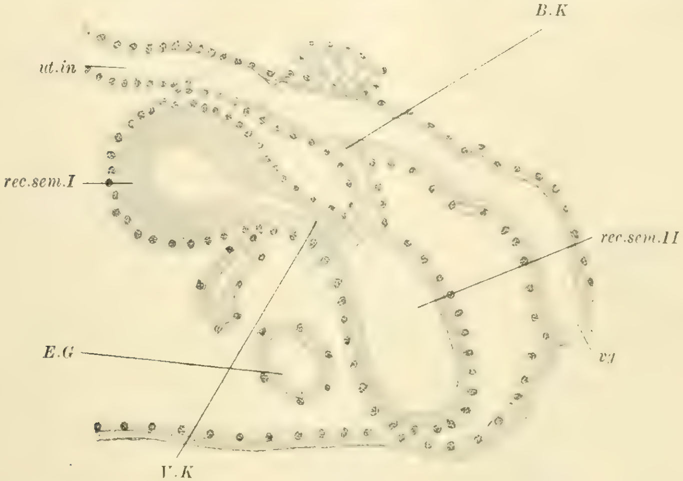
Verbindungskanal (*V,K*). der seinerseits mit den sekundären Samenbehältern in Verbindung steht. Wir erhalten also ein Bild, das an die Verhältnisse der *Clubiona pallidula* erinnert. Der sekundäre Samenbehälter (*rec.sem.II*) stellt eine sackförmige Blase dar, die aus dunkelbraunem Chitin besteht und einen feinen Befruchtungskanal nachweisen läßt. Am besten sieht man den ganzen Bau auf dem Sagittalschnitt (Textfig. 43). Wir bemerken hier den primären Samenbehälter mit seinem starken durchsichtigen Chitin (*rec.sem.I*), den Verbindungskanal (*V.K*) und den sekundären Samenbehälter (*rec.sem.II*), mit seinem Befruchtungskanal (*B.K*), der kurz vor dem Uterus internus in die Vagina einmündet. Es fragt sich noch, wo sich die tertiären Samenbehälter befinden, deren Vorhandensein eins der Hauptmerkmale der Gattung *Clubiona* war. Als ich zuerst den Copulationsapparat der *Clubiona montana* betrachtete, blieb mir diese Frage unbeantwortet; nur das spätere Studium der Schnitte zeigte, daß das kleine Höckerchen, das in eine gezackte Fläche übergeht (Textfig. 42 *rec.sem.III*), der gesuchte tertiäre Samenbehälter ist. Der tertiäre Samenbehälter sitzt als ein kleiner Vorsprung, dicht neben dem Befruchtungskanal der Spitze des sekundären Samenbehälters auf und mündet unmittelbar in denselben ein. Weiter bemerkt man, daß der tertiäre Samenbehälter in zwei Abschnitte zerfällt: in einen als Drüse funktionierenden Abschnitt, der einen gezackten Rand aufweist, dessen Chitin in Gestalt eines soliden Stranges ins Innere des sekundären Samenbehälters hineinragt und eine große Anzahl von Poren besitzt und in einen zweiten Abschnitt, dessen Lumen mit dem des sekundären Samenbehälters in Verbindung steht. Man sieht also, daß die Rückbildung des tertiären Samenbehälters schon sehr weit vorgeschritten ist. Was man eigentlich als Samenbehälter bezeichnen kann, wird durch eine winzig kleine Ausstülpung des sekundären Samenbehälters gebildet, alles andre



Textfig. 42.

Copulationsapparat von *Clubiona montana* nach der Entfernung des Einführungsganges. *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.II*, sekundärer und *rec.sem.III*, tertiärer Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *E.G*, Einführungsgang; *V.K*, Verbindungskanal.

wandelt sich in eine Drüse um, die man auf Taf. II, Fig. 8 bemerken kann (*rec.sem.III*). Obwohl dieser Copulationsapparat so viel Umwandlungen durchgemacht hat, obwohl die Rückbildungserscheinungen sehr stark in den Vordergrund treten, bleibt die Zugehörigkeit dieser



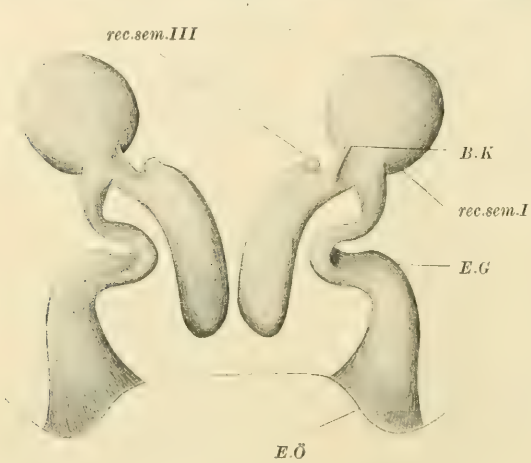
Textfig. 43.

Längsschnitt durch den Copulationsapparat von *Clubiona montana*. *rec.sem.I*, primärer und *rec.sem.II*, sekundärer Samenbehälter; *vg*, Vagina; *B.K*, Befruchtungskanal; *ut.in*, Uterus internus; *E.G*, Einführungsgang; *V.K*, Verbindungskanal.

Art zur Gattung *Clubiona* außer Zweifel. Ein Vergleich mit der andern *Clubiona*-Species zeigt uns sofort den Platz, den die *Clubiona montana* in der Entwicklungsreihe einnimmt, nämlich zwischen *Clubiona marmorata* und *Clubiona frutetorum*, welche letztere wir jetzt besprechen wollen.

Clubiona frutetorum L. Koch.

Als ich zum erstenmal die Copulationsorgane der *Clubiona frutetorum* betrachtete, schien es mir, als hätte ich es mit einer Abnormität von *Clubiona montana* zu tun, so täuschend ähnlich sind die beiden Copulationsapparate. Auch jetzt, nachdem ich mich überzeugt habe, daß es sich um eine ganz normale Erscheinung handelt, und daß diese Form des Copulationsapparates der *Clubiona frutetorum* eigen ist, würde ich *Clubiona frutetorum* doch für eine Varietät der *Clubiona montana* halten, wenn nicht andre Merkmale für die Selbständigkeit dieser Species sprächen. Wenn man die Abbildungen der Copulationsapparate dieser beiden Species miteinander vergleicht (Textfig. 41 u. 44), so stellt sich heraus, daß der einzige Unterschied in dem verschiedenartigen Verlauf der Einführungsgänge besteht; diese bilden bei *Clubiona frutetorum* nur eine Schleife, während sie bei *Clubiona montana* einen weniger einfachen Verlauf besitzen, wie ich schon oben geschildert habe. Der Copulationsapparat der *Clubiona frutetorum* wurde von Menge (1866/1879) folgendermaßen beschrieben: »Über der Spalte liegen zwei Öffnungen zu zwei in die Nebentaschen führenden Kanälen; die Nebentaschen liegen zwischen beiden Kanälen mit dem sackförmigen Ende nach hinten gerichtet, von ihnen führen aber Gänge nach vorn in die beiden runden Samentaschen.« Auf der Abbildung, welche Menge der Beschreibung beifügt, kann man dieses sehr deutlich sehen. Er nimmt irrtümlich an, daß die Einführungsgänge zuerst in die sekundären Samenbehälter (Nebentaschen) führen und von diesen erst in die primären; daß diese Beschreibung nicht richtig ist, werden wir gleich sehen. Wie es sich aus meinen Untersuchungen ergab, hat der Copulationsapparat der *Clubiona frutetorum* folgenden Bau. Er besitzt, wie ich schon oben erwähnt habe, eine große Ähnlichkeit mit dem der *Clubiona montana*. Man bemerkt dieselben kugeligen primären Samenbehälter (*rec.sem.I*) mit ihren ziemlich langen Verbindungskanälen (Textfig. 44 *V.K*), welche in die dunkelbraunen sekundären Samenbehälter führen (*rec.sem.II*). An den Spitzen der letzteren sieht man lange schmale Befruchtungskanäle (*B.K*), die ein wenig länger als die der *Clubiona montana* erscheinen. Die tertiären Samenbehälter stellen hier kleine solide Höckerchen dar (*rec.sem.III*), welche kein Lumen mehr im Innern nachweisen lassen. Diese kleinen Anhängsel, welche als die letzten Reste der tertiären Samenbehälter anzusehen sind, senden solide, von Poren durchsetzte Chitinstränge in das Innere der sekundären Samenbehälter, wie wir es schon bei *Clubiona montana* gesehen haben. Es ist also auch hier wieder eine



Textfig. 44.

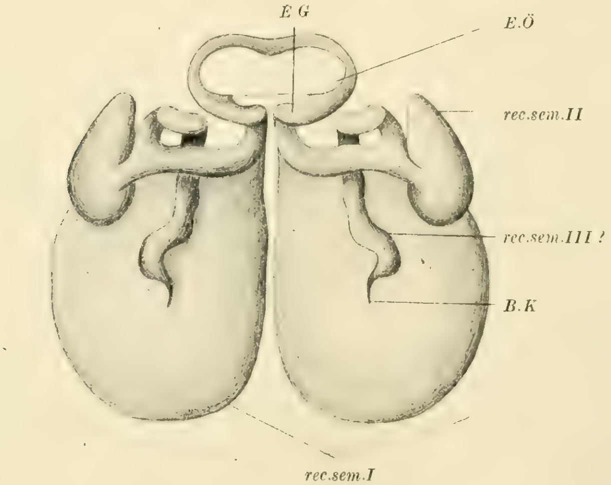
Copulationsapparat von *Clubiona frutetorum*. *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.III*, tertiärer Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *E.G*, Einführungsgang; *E.Ö*, Einführungsöffnung.

vollkommene Rückbildung zu konstatieren. Die tertiären Samenbehälter, welche bei der *Clubiona phragmitis* schon wegen ihrer Winzigkeit kaum eine Sperma aufnehmende Funktion besaßen und bereits die Funktion einer Drüse angenommen hatten, bildeten sich allmählich zurück, bis sie schließlich bei der *Clubiona frutetorum* fast spurlos verschwanden und an ihrer Stelle eine Drüse zurückließen. Wir sehen, wie wichtig es ist, die Rückbildung eines Organs stufenweise verfolgen zu können. Hätten wir z. B. nur *Clubiona phragmitis* und *Clubiona frutetorum* untersucht, so würden wir nie imstande gewesen sein, den Beweis einer Homologie zwischen diesen auf den ersten Blick so verschieden gestalteten Copulationsapparaten durchzuführen. Die Existenz der Zwischenglieder, der *Clubiona brevipes* oder *Clubiona montana* und andrer, lassen den Verwandtschaftsgrad der *Clubiona phragmitis* und *Clubiona frutetorum* erkennen. Fehlen jedoch die Zwischenglieder, so ist es ganz unmöglich, ihren Verwandtschaftsgrad bestimmen zu können. Von der Richtigkeit dieser Behauptung überzeugte mich die Untersuchung der

Clubiona corticalis Walck.

Der eigentümliche Bau des Copulationsapparates dieser Spinne läßt sofort auf ihre Zugehörigkeit zur Gattung *Clubiona* schließen; jedoch infolge verschiedener Abweichungen in der Ausbildung einiger wichtiger Abschnitte des Copulationsapparates kann man ihre Stellung in dieser Gattung nicht genau festsetzen. Sicherlich existieren die Formen, welche einen Übergang von allen bis jetzt betrachteten Clubioniden zu der *Clubiona corticalis* bilden. Die Beschreibung und Abbildung des Copulationsapparates der *Clubiona corticalis*, die wir bei MENGE (1866/1879) finden, sind so unklar, daß man wirklich in Zweifel steht, ob MENGE die richtige Species untersucht hat. Die Lage der beiden Einführungsöffnungen »zu beiden Seiten einer kleinen Einbiegung des Hinterrandes der Schloßplatte« ist richtig, nur die Abbildung entspricht in keiner Weise dieser Beschreibung. Weiter sagt MENGE: »Fortleitende röhrenförmige Kanäle machen zwei Verschlingungen, führen in eine Nebentasche und münden zuletzt in blasenförmige Samentaschen.« So lautet die Beschreibung, und es ist sicher, daß es sich hier keinesfalls um *Clubiona corticalis* handelt. Betrachten wir zunächst das Kalilaugepräparat, um einen Begriff vom Bau des Copulationsapparates zu bekommen (Textfig. 45). Auffällig ist die sonderbare Lage der Einführungsöffnungen. Während bei allen *Clubiona*-Species die Einführungsöffnungen stets dicht über der Genitalspalte sich befanden, finden wir sie hier weit nach vorn vorgerückt

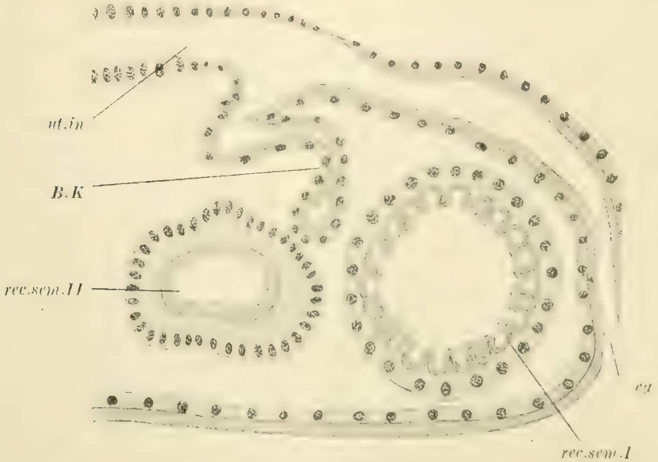
(Textfig. 45 *E.Ö*), was schon Menge richtig beschrieben hat. Die Einführungsöffnungen befinden sich in einer grubenförmigen Vertiefung und führen zu den beiden röhrenförmigen Einführungsgängen (*E.G*). Die letzteren laufen zuerst nach der Mitte, bilden nach unten eine kleine Schleife, um sich dann seitwärts zu wenden. An der Stelle, wo sie die Schleife bilden und sich nach hinten wenden, sind sie mit den riesig großen, blaßgefärbten primären Samenbehältern (*rec.sem.I*) verwachsen und stehen dadurch mit denselben in direkter Verbindung. In ihrem weiteren Verlauf münden die Einführungsgänge in die kleinen, dunkelgefärbten birnenförmigen sekundären Samenbehälter ein (*rec.sem.II*), die mit ihren Enden nach vorn und oben gerichtet sind. An der Einmündungsstelle der Einführungsgänge in die sekundären Samenbehälter entspringen ziemlich dicke Kanäle, die zuerst nach vorn, dann unter Bildung einer Schleife nach hinten laufen und fein zugespitzt endigen (*rec.sem.III?*). Man sieht also, daß der Bau des Copulationsapparates dieser Species ganz eigentümliche Züge aufweist, die man bei andern Clubioniden nicht vorfindet. Bei den übrigen Vertretern der Gattung *Clubiona* haben wir bemerkt, daß der innere Copulationsapparat stets oberhalb der Einführungsgänge gelegen ist. Hier liegen jedoch alle Teile des Copulationsapparates unterhalb derselben. Dadurch erklärt sich der Befund, daß bei der *Clubiona corticalis* die Einführungsöffnungen so weit nach vorn vorgerückt sind, um Platz für die großen primären



Textfig. 45.

Copulationsapparat von *Clubiona corticalis*. *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.II*, sekundärer und *rec.sem.III*, tertiärer Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *E.G*, Einführungsgang; *E.Ö*, Einführungsöffnung.

Samenbehältern zu verschaffen. Eine andre Eigentümlichkeit des Copulationsapparates besteht darin, daß sogar bei eingehender Betrachtung weder die tertiären Samenbehälter, noch die Befruchtungskanäle aufzufinden sind. Als ich zuerst das Präparat von *Clubiona corticalis* untersuchte, nahm ich an, daß die spitz auslaufenden Kanäle (Textfig. 45 *rec.sem.III*?) die tertiären Samenbehälter seien, was sich aber später nach Untersuchungen von Schnitten nicht bestätigte. Wenden wir uns jetzt zur Betrachtung des Sagittalschnittes (Textfig. 46). In der Mitte der Figur zeigt sich der primäre Samenbehälter (*rec.sem.I*), dessen Wand aus feinem durchsichtigen Chitin besteht; diese Chitinwand ist nach innen wellenförmig ausgebuchtet und nach außen von einem starken Epithel umgeben, welches als Drüsenepithel funktioniert, was sich durch Vorhandensein mächtiger Secretmassen im Innern des Samenbehälters beweisen läßt. Eine ähnliche wellenförmige Chitinausbildung haben wir schon bei *Segestria senoculata* gesehen. Außer dem primären Samenbehälter bemerkt man weiter den sekundären (*rec.sem.II*), der aus dünnem braunen Chitin besteht und außen von einer Schicht des Drüsenepithels umgeben ist. Der spitz auslaufende Kanal (Fig. 9 *rec.sem.III*?), der an seiner Spitze in den Befruchtungskanal übergeht, mündet kurz vor dem Uterus internus in die Vagina ein (Textfig. 46 *B.K*). Jeden einzelnen Schnitt habe ich untersucht, aber einen tertiären Samenbehälter habe ich nicht finden können. Es wäre natürlich nicht verwunderlich, wenn die tertiären



Textfig. 46.

Längsschnitt durch den Copulationsapparat von *Clubiona corticalis*. *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.II* sekundärer Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal; *ut.in*, Uterus internus; *vg*, Vagina.

Samenbehälter spurlos verschwunden wären. Wir haben schon bei *Clubiona montana* beobachtet, daß die tertiären Samenbehälter nachweisbar waren; vielleicht sind sie bei der *Clubiona corticalis* ganz zum Schwund gebracht worden. Es ist auch merkwürdig, daß die Befruchtungskanäle der *Clubiona corticalis*, welche bei den übrigen *Clubiona*-Species so winzig waren, daß sie nur bei der Anwendung stärkster Vergrößerung bemerkbar wurden, hier in solche großen Kanäle umgewandelt sind, die sich bei schwacher Vergrößerung ganz gut nachweisen lassen. Wie die Fig. 9 zeigt, sind die Chitinwände des vermutlichen Befruchtungskanals (*rec.sem.III?*) wenigstens an seiner Basis von sehr starkem Drüsenepithel umgeben (*Dr.Ep*), während bei den andern Clubionen die Befruchtungskanäle nur von sehr niedrigem, der Hypodermis ähnlichen Epithel umgeben sind. Um das alles in Einklang mit andern *Clubiona*-Arten zu bringen, habe ich folgende Erklärung gefunden. Bei *Clubiona corticalis* existieren außer den primären und sekundären Samenbehältern auch noch die tertiären, welche die Gestalt von schlauchförmigen Gängen angenommen haben (Textfig. 45 *rec.sem.III*). Die Spitzen dieser Gänge laufen in feine Kanäle aus, die die Befruchtungskanäle darstellen (*B.K*). Die Lage und das mächtig entwickelte Drüsenepithel sprechen dafür, daß man es in der Tat mit den tertiären Samenbehältern zu tun hat. Allerdings steht in schroffem Widerspruch mit dieser Annahme die ungewöhnliche Lage der Befruchtungskanäle an den Spitzen der tertiären Samenbehälter, da sonst in allen Fällen die Befruchtungskanäle als Anhängsel den sekundären Samenbehältern aufsitzen. Letztere Tatsache müßte eigentlich meine Annahme umstoßen, da ich aber keine bessere Erklärung für diese eigenartigen Verhältnisse fand, muß ich mich mit ihr zufrieden geben. Es ist nicht ausgeschlossen, daß es Clubionen gibt, die die nötigen Übergangsformen darstellen, und deren Copulationsapparat alles das, was im Bau des Copulationsapparates der *Clubiona corticalis* unverständlich erscheint, aufzuklären vermag.

Wenn wir alles das, was wir über diese Gattung gesagt haben, zusammenfassen, finden wir, daß die Gattung *Clubiona* aus einer aufsteigenden Reihe von Species besteht, die bei allen scheinbaren Verschiedenheiten im Bau der Copulationsorgane die Hauptmerkmale der Gattung beibehalten. Als Hauptmerkmale der Gattung waren von Wichtigkeit: 1) das Vorhandensein der Samenbehälter dreier Ordnungen; von diesen befanden sich die tertiären von Anfang an im Zustande starker Rückbildung. Dieses allmähliche Erlöschen der tertiären Samenbehälter haben wir genau verfolgt, bis zur *Clubiona montana* und *Clubiona frutetorum*, wo die tertiären Samenbehälter bis auf einen kleinen Rest verschwanden und endlich bis zur *Clubiona corticalis*, wo sie, streng genommen, nicht zu finden waren. 2) das Vorhandensein der Befruchtungskanäle, die den sekundären Samenbehältern aufsaßen (Ausnahme *Clubiona corticalis*?) und 3) das Fehlen der Epigyne. Auf Grund der Rückbildung der tertiären Samenbehälter und der damit verbundenen Vereinfachung des Copulationsapparates, können wir diese *Clubiona*-Species in folgender Reihenfolge anordnen:

Clubiona corticalis
Clubiona montana
Clubiona frutetorum
Clubiona marmorata
Clubiona germanica *Clubiona brevipes*
Clubiona pallidula . . . *Clubiona phragmitis.*

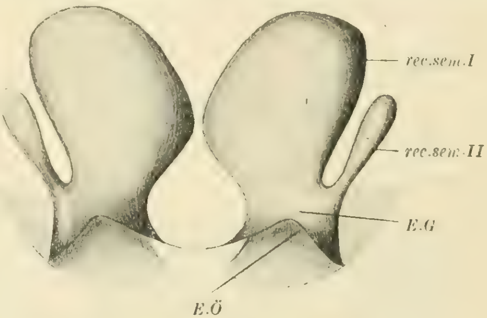
Von den primären Formen, der *Clubiona phragmitis* und *Clubiona pallidula*, stammte einerseits die *Clubiona germanica* ab, anderseits geben die *Clubiona pallidula* und die *Clubiona phragmitis* eine ununterbrochene Reihe von nahe verwandten Formen ab, bei denen die Rückbildung der tertiären Samenbehälter immer weiter fortschreitet; *Clubiona montana* bildet das letzte Glied in dieser Kette. Der *Clubiona corticalis* können wir in dieser Reihe keinen Platz einräumen, da sie im Bau ihrer Copulationsorgane sehr viel Abweichungen zeigt. Wenn wir die Gattung *Clubiona* und die andern Gattungen der Familie der Drassoidae miteinander vergleichen, finden wir, daß die Unterschiede im Bau der Copulationsorgane so gewaltig sind, daß man kaum annehmen kann, daß die Gattungen, wie *Zora*, *Chiracanthium*, *Prosthesima* und andre zu derselben Familie gehören können. Sie alle zeichnen sich durch den einfachen Bau ihrer Copulationsorgane aus, was im Gegensatz zu den komplizierteren Copulationsorganen der Gattung *Clubiona* steht. Von allen andern Spinnenfamilien steht die Gattung *Clubiona* der Familie der Agalenoidae am nächsten, mit welcher sie durch einige gemeinsame Züge verbunden ist. THORELL (1869/1870) stellte die Familie der Drassoidae der der Agalenoidae am nächsten, was durch Untersuchungen der Copulationsapparate seine Bestätigung findet. In der Ausbildung des Chitins der Samenbehälter erinnert vielleicht die Gattung *Clubiona* an die Familie der Dysderoidae (*Segestria senoculata*). Ohne Zweifel bieten die von mir nicht untersuchten *Clubiona*-Species noch viel Interessantes, was meine Untersuchungen vervollständigen könnte, weil die mir fehlenden Übergangsformen möglicherweise bei diesen Arten zu suchen sind.

8. Die Familie der Misumenoidae Thor.

Die Familie der Misumenoidae bildet mit ihren Hauptgattungen *Misumena*, *Xysticus*, *Philodromus* und andern in ihrem äußeren Habitus, ihrer Lebensweise und im Bau ihrer Spinnorgane eine ganz natürlich zusammengesetzte Gruppe. Sogar die Copulationsorgane dieser Gattungen, soweit man wenigstens aus Menges Untersuchungen schließen kann, zeigen in ihrem Bau viel Ähnlichkeit. Die übrigen, meist kleineren Gattungen, wie *Thanatus*, *Tmarus* und besonders *Tibellus*, zeigen wegen ihrer langgestreckten Körperform keine Ähnlichkeit mit den breiten flachen Formen der oben erwähnten Hauptgruppen. Dieser auffallende Unterschied sollte meiner Ansicht nach auch im inneren Bau, und zwar in erster Linie im Bau der Copulationsorgane entsprechende Abweichungen hervorrufen.

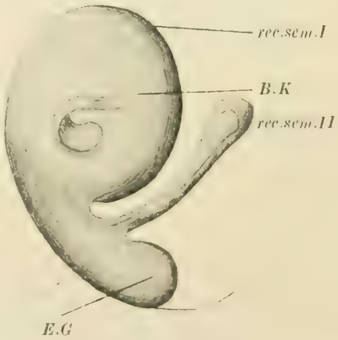
Tibellus oblongus Walck.

Diese Species hatte ich zum Gegenstand meiner Untersuchungen gewählt, und tatsächlich unterscheidet sich diese Spinne so gründlich nicht nur von den andern Misumenoiden, sondern auch von allen übrigen untersuchten Familien, und zwar sowohl im morphologischen, als auch im histologischen Bau der Copulationsorgane. Die erste Beschreibung und Abbildung des Copulationsapparates des *Tibellus oblongus* findet man bei Menge (1866/1879), der diese Species unter dem Namen *Thanatus oblongus* Walck. beschreibt. Seine Beschreibung und die ihr beigegebene Abbildung entsprechen nicht dem Copulationsapparat des *Tibellus oblongus*. Neben dem *Thanatus oblongus* Walck. untersuchte Menge noch einen *Thanatus maritimus* Mge. Die Copulationsorgane des letzteren sind denen des von mir untersuchten *Tibellus oblongus* sehr ähnlich, so daß ich diese beiden Species für identisch halte. Übrigens ist Menge im unklaren, ob er nicht den *Tibellus maritimus* für eine Varietät des *Tibellus oblongus* halten soll. Die Copulationsorgane des *Tibellus oblongus* beschreibt Menge folgendermaßen: »Das weibliche Schloß liegt unter einer rundlichen, nur am Grunde von einem hornigen Bogen eingefaßten Platte und öffnet sich in der Mitte in zwei samenleitende Kanäle, die nach einigen Verschlingungen sich vorn in zwei eiförmigen Samentaschen verlieren.« Diese Beschreibung paßt absolut nicht zu *Tibellus oblongus*; erstens sind die Einführungsgänge kurz und gar nicht gewunden, und zweitens hat Menge die sekundären Samenbehälter übersehen. Von *Thanatus maritimus*, der im Bau seiner Copulationsorgane dem *Tibellus oblongus* sehr ähnlich sein soll, hat Menge die sekundären Samenbehälter abgebildet, die er aber irrtümlicherweise als Einführungsgänge bezeichnet. Der Bau des Copulationsapparates des *Tibellus oblongus* stellt sich nach vorliegenden Untersuchungen folgendermaßen dar. Die stark verhornte Epigyne ist sehr einfach gebaut; weder Falten noch Leisten sind an ihr zu sehen. Zu beiden Seiten der Genitalspalte liegen zwei große Einführungsöffnungen (Textfig. 47 *E.Ö*), die in sehr kurze weitlumige Einführungsgänge führen (*E.G*). Die letzteren gehen, sich allmählich erweiternd, in die beiden Samenbehälter über (*rec.sem.I*). Diese primären Samenbehälter sind große Blasen von ovaler Gestalt, deren Wände aus hellem, fast durchsichtigem Chitin bestehen und bei schwacher Vergrößerung nichts Besonderes erkennen lassen. Der Längsdurchmesser der primären Samenbehälter beträgt beinahe 0,3 mm, während ihr Querdurchmesser eine Länge von 0,175 mm erreicht. Seitlich von den primären Samenbehältern an der Einmündungsstelle der Einführungsgänge entspringen jederseits zwei feine Gänge, die sich am Ende zu kleinen länglichen Blasen erweitern (*rec.sem.II*), es sind die sekundären Samenbehälter, deren Durchmesser kaum 0,07 mm beträgt. Wenn man weiter den Copulationsapparat bei Anwendung starker Vergrößerung betrachtet, so findet man, daß von der hinteren Seite jedes primären Samenbehälters ein winzig kleines Anhängsel ausgeht (Textfig. 48 *B.K*), welches, wie wir aus den Schnitten erfahren werden, einen Befruchtungskanal



Textfig. 47.

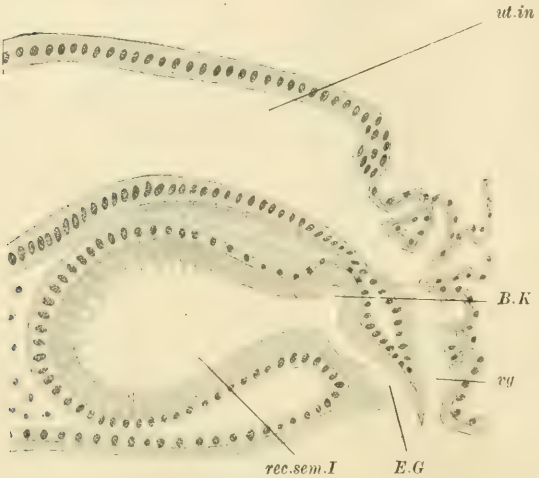
Copulationsapparat von *Tibellus oblongus*. *rec.sem.I*, primärer, und *rec.sem.II* sekundärer Samenbehälter; *E.G.* Einführungsgang; *E.Ö*, Einführungsöffnung.



Textfig. 48.

Ein Teil des Copulationsapparates von *Tibellus oblongus* stark vergrößert, von der Hinterseite gesehen. *rec.sem.I*, primärer, *rec.sem.II*, sekundärer Samenbehälter; *E.G*, Einführungsgang; *B.K*, Befruchtungskanal.

darstellt. Gehen wir daher zur Betrachtung der Schnitte über (Textfig. 49). Die einfache Gestalt der Vagina (*vg*), deren proximale Wand gezackt und ausgeschnitten erscheint, besteht aus einem durchsichtigen homogenen Chitin; sie führt direkt in den Uterus internus, der seinerseits keine abweichenden Verhältnisse zeigt und mit einer Erweiterung der Vagina im Zusammenhang steht. Weiter sieht man die primären Samenbehälter (*rec.sem.I*), deren Chitinwand ganz eigentümlich gebaut ist. Außen findet man wie überall eine hohe Epithelschicht, welche sich einer inneren Chitinschicht anlehnt, deren Stärke höchstens 0,02 mm erreicht. Sogar bei sehr schwacher Vergrößerung findet man, daß die ganze Chitinwand von sehr großen Poren durchsetzt ist, die aber merkwürdigerweise weit über die Chitinschicht ins Innere des Samenbehälters in Gestalt von feinen Röhren auslaufen (Fig. 10 *dgl*). Die Länge dieser Röhrchen ist nicht unbedeutend. Sie gleicht ungefähr der Stärke des Chitins (0,02 mm), ihr Durchmesser erreicht aber kaum 0,0025 mm. Die große Anzahl dieser Röhrchen läßt sich nicht genau feststellen. Auf der Fig. 10 finden wir einen Teil der Wand des primären Samenbehälters sehr stark vergrößert. Man sieht ganz deutlich diese Röhrchen (*d.gl*), die in Form von Poren in das Chitin eindringen. Die Zellen des das Chitin umgebenden Epithels lassen keine scharfen Zellgrenzen erkennen, enthalten aber sehr große blaßgefärbte Kerne (*n.gl*) und sind dem Anscheine nach Drüsenzellen. Es steht außer Zweifel, daß die Röhrchen das Secret dieser Drüsenzellen ins Innere der Samenbehälter leiten, was durch Vorhandensein großer Sceretmassen im Umkreis der Röhrchen bewiesen wird. Gewisse ähnliche Gebilde haben wir schon bei *Segestria* und *Agalena* gesehen. Dort aber führten solche



Textfig. 49.

Längsschnitt durch den Copulationsapparat von *Tibellus oblongus*. *rec.sem.I*, primärer Samenbehälter; *B.K*, ein Teil des Befruchtungskanals; *vg*, Vagina; E.G, Einführungsgang; *ut.in*, Uterus internus.

Röhrchen (*d.gl*) aus der Chitinwand nach außen in das Drüsenepithel hinein, hier dagegen ins Innere der Samenbehälter. Es ist ferner merkwürdig, daß kein andrer Fall vorliegt, wo die Chitinwand der Samenbehälter solche Erscheinungen aufweist. Bei andern Vertretern der Misumenoide existieren diese Gebilde gar nicht, so daß man annehmen soll, daß es sich hier um eine selbständig erworbene Eigenschaft handelt. Die Befruchtungskanäle, von denen schon die Rede war, stellen sehr kurze Gänge dar, welche, von dem primären Samenbehälter ausgehend, in eine Erweiterung der Vagina führen. Die sekundären Samenbehälter des *Tibellus oblongus* sind ganz einfach gebaut. Die Chitinwand derselben ist verhältnismäßig sehr stark (0,03 mm), von großen Poren durchsetzt und von einem mächtigen Drüsenepithel umgeben, dessen Höhe 0,15—0,20 mm beträgt. Das Drüsenepithel besteht (Taf. II, Fig. 11 *Dr.Ep*) aus mehreren übereinander gelagerten langgestreckten Zellen, deren Kerne ansehnlich groß sind und hauptsächlich an der Peripherie der Drüse angeordnet sind. In der Nähe der inneren Chitinwand, in der man zahlreiche Poren erkennen kann (*Pr*), weisen die Zellen kolbenförmige, mit Secret gefüllte Lumina auf, die in die Poren einmünden (*sec*). Die geringe Größe der sekundären Samenbehälter, die drüsige Ausbildung des Epithels weist daraufhin, daß sie sich im Stadium der Drüsenbildung befinden. Diese Tatsache liefert einen neuen Beweis dafür, daß die sekundären und tertiären Samenbehälter in allen Fällen einer starken Rückbildung entgegengehen, bis schließlich nur ein feiner Kanal mit daraufsitzender Drüse zurückbleibt (*Agalena*, *Clubiona*). Die merkwürdige histologische Beschaffenheit der primären Samenbehälter, das Vorhandensein der sekundären Samenbehälter, die den andern Gattungen der Familie der Misumenoidae fehlen, räumt dem *Tibellus oblongus* eine besondere Stellung unter den Misumenoiden und allen übrigen Spinnen ein.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Als wesentliche Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen sind folgende Punkte hervorzuheben:

1) Die weiblichen Copulationsorgane der untersuchten Spinnen zerfallen in ihrer Ausbildungsweise in zwei Gruppen:

a. Copulationsorgane, welche als Derivate der Vagina angesehen werden können und in die letztere ausmünden (*Segestria*, *Tetragnatha*, *Pachygnatha*).

b. Copulationsorgane, welche von der Vagina unabhängig sind und eine besondere Ausmündungsstelle nach außen besitzen (die übrigen Gattungen).

2) Als Hauptbestandteile der weiblichen Copulationsorgane sind die Einführungsgänge, die Samenbehälter und die Befruchtungskanäle anzusehen.

3) Die manchmal sehr komplizierte Ausbildung der Einführungsgänge deutet auf eine Korrelation zwischen männlichen und weiblichen Copulationsorganen hin (*Linyphia*).

4) Bei vielen Spinnen findet die innere Befruchtung der Eier vor der Eiablage statt, was durch die Befruchtungskanäle vermittelt wird.

5) Die Befruchtungskanäle sind bei den Gattungen *Theridium, Agalena, Clubiona, Tibellus* nachgewiesen und wahrscheinlich bei den meisten Spinnen vorhanden.

6) Die Samenbehälter (Receptacula seminis) entsprechen der Ausbildungsweise der Copulationsorgane, sie können zweierlei Ursprunges sein:

a. Inneren Ursprunges.
b. Äußeren Ursprunges.

7) Die Samenbehälter inneren Ursprunges sind Produkte der Vagina und gehören dem älteren primitiven Typus an. (*Segestria, Dysdera, Atypus, Tetragnatha* und andre.)

8) Die Zahl der Samenbehälter inneren Ursprunges kann ganz verschieden sein (*Pachygnatha* 2, *Tetragnatha* 3, *Segestria* 5, *Atypus* [Bertkau] 28); sie sind alle gleichwertig und können als primäre angesehen werden.

9) Die Samenbehälter äußeren Ursprunges stehen in keiner direkten Verbindung mit der Vagina (die übrigen Gattungen).

10) Die Zahl dieser Samenbehälter ist sehr beschränkt: immer sind mindestens zwei (*Meta, Zilla*) vorhanden, die man als Samenbehälter erster Ordnung oder als primäre bezeichnen kann.

11) In Fällen (*Tibellus*), wo vier Samenbehälter zur Ausbildung gelangen, steht das zweite Paar in Verbindung mit dem ersten und ist durch Differenzierung aus den letzten hervorgegangen; daher werden sie als Samenbehälter zweiter Ordnung oder als sekundär bezeichnet.

12) Bei den Spinnen, bei welchen die Samenbehälter in der 6-Zahl vorhanden sind, unterscheidet man außer den primären und sekundären noch die Samenbehälter dritter Ordnung oder die tertiären, die mit den sekundären in Verbindung stehen. (*Clubiona*.)

13) Die Wand eines Samenbehälters besteht aus einer inneren porösen Chitinschicht und einem äußeren Epithel.

14) Wenn die Poren des Chitins stark entwickelt sind, nimmt das Epithel an Größe zu und wandelt sich in ein Drüsenepithel um, welches Secret ins Innere des Samenbehälters ausscheidet.

15) Die Samenbehälter zweiter und dritter Ordnung zeigen stets eine starke Neigung zur Rückbildung und damit verbundener Umwandlung in Drüsen (*Clubiona*, *Tibellus*, *Agalena*).

16) Die Rückbildung geht so weit, daß an Stelle des Samenbehälters nur ein Gang mit daraufsitzender Drüse zurückbleibt (*Agalena*).

17) Bei dem *Tibellus oblongus* funktionieren auch die beiden primären Samenbehälter als Drüsen.

18) Innerhalb einer Gattung zeigen die Copulationsorgane eine weitgehende Homologie in ihrem Bau und der Ausbildung der einzelnen Abschnitte, so daß der Bau der Copulationsorgane ein wichtiges Merkmal bei der Bestimmung einer Gattung darstellt.

19) Innerhalb einer Familie sind die Copulationsorgane meist so verschieden gebaut, daß sie miteinander gar nicht vergleichbar sind (Ausnahme Tetragnathoidae und Dysderoidae).

Leipzig, im August 1909.

Literaturverzeichnis.

1875. Bertkau, Über den Generationsapparat der Araneiden. Arch. für Naturg. Bd. XLI.

1883. — Über die Gattung Argenna und einige andre Dyctiniidea. Arch. für Naturg. Bd. XLIX.

1829. Brandt und Ratzeburg, Medizinische Zoologie.

1883. Campbell, On the pairing of Tegeneria Guyoni. Journal Linn. Soc. London. Vol. XVII. Zool.

1891—1897. Chyzer und Kulczinsky, Araneae Hungariae. Budapest.

1901. Dahl, Die Seltenheit gewisser Spinnenarten. Gesellsch. naturf. Freunde. Berlin.

1902. — Über die abgebrochenen Copulationsglieder der männlichen Spinnen im Körper der Weibchen. Gesellsch. naturf. Freunde. Berlin.

1904. — Über das System der Spinnen. Gesellsch. naturf. Freunde. Berlin.

1908. — Die Lycosiden oder Wolfspinnen Deutschlands in Abhandlungen d. Kais. Leop. Car. Deutsch. Akademie d. Naturf. Bd. LXXXVIII.

1783. Degeer, Abhandlungen zur Geschichte der Insekten. Bd. VII.

1884. Emerton, New Englands Theridiidae. Transact. of the Connect Acad. of Arts and Sciences.

1868. Hermann, Über das Sexualorgan der Epeira quadrata. Verhandl. d, zoolog. botan. Gesellsch. Wien. Bd. XVIII.

1905/1907. Järvi, Zur Morphologie der Vaginalorgane einigen Lycosiden. Festschrift für Palmén.

1881/1882. Karpinsky, Über den Bau des männlichen Tasters usw. Biol. Centralbl. Bd. I.

1881. Mitrophanow, Sur l'anatomie de l'Argyronete etc. Mém. de la Soc. des amies des Scs. nat. Vol. XXXVII.

1866/1879. Menge, Preußische Spinnen. Schriften der naturf. Gesellsch. Danzig. Bd. I—IV.

1867. Ohlert, Die Araneiden der Provinz Preußen.

1761. Rösel, Insektenbelustigungen.

1884. Schimkewitsch, Etudes sur l'anatomie de l'Epeire. Ann. d. Scs. nat. Vol. XVII.

1848. Theodor von Siebold, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Berlin.

1870. Thorell, Remarks on Synonyms of european Spiders.

1812. Treviranus, Über den inneren Bau der Arachniden. Nürnberg.

1816. — Abhandlungen über den inneren Bau usw. Vermischte Schriften. Bd. I.

1837. Walckenaer, Histoire naturelle des Insects aptères Paris.

1882. Wagner, Über Begattung der Spinnen. Nachrichten Gesellsch. Freunde d. Naturw. Moskau. Bd. XXXVII.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

B.K, Befruchtungskanal;
B.V, beckenförmige Vertiefung;
Ch, Chitin;
Ch.F, Chitinfalte;
Ch.L; Chitinleiste;
Ch.P, Chitinplättchen;
Dr.Ep, Drüsenepithel;
D.P, Deckplatte;
d.gl, Drüsengang;
E.G, Einführungsgang;
E.Ö, Einführungsöffnung;
G.S, Genitalspalte;
Gr.V, grubenförmige Vertiefung;
gl.r, rundliche Drüse;
L.K, Luftkanal;
m, Muskulatur;
N.T, Nebentasche;
n.gl, Drüsenzellkerne;
n.ep, Epithelzellkern;
pr, Poren;
Pr.Ch, poröses Chitin;
rec.sem, Samenbehälter;
rec.sem.ant, vorderer Samenbehälter;
rec.sem.lat; seitlicher Samenbehälter;
rec.sem.med, mittlerer Samenbehälter;
rec.sem.pst, hinterer Samenbehälter;
rec.sem.I, primärer Samenbehälter;
rec.sem.II, sekundärer Samenbehälter;
rec.sem.III, tertiärer Samenbehälter;
S.L, Spiralleiste;
sec, Secret;
ut.in, Uterus internus;
V.K, Verbindungskanal;
vg, Vagina;
V.L, Vaginalleiste;
V.T, Vaginaltasche;
Vrs, Verschluß.

Tafel II.

Fig. 1. *Cyclosa conica* Pall. Die Wand des Samenbehälters stark vergrößert.

Fig. 2. *Theridium tepidariorum* C. L. K. Die Wand des Samenbehälters stark vergrößert.

Fig. 3. *Theridium tinctum* Walck. Die Wand des Samenbehälters stark vergrößert.

Fig. 4. *Agalena labyrinthica* C. L. Längsschnitt. *rec.sem.I*, primäre, *rec.sem.II*, sekundäre und *rec.sem.III*, tertiäre Samenbehälter; *B.K*, Befruchtungskanal.

Fig. 5. *Segestria senoculata*, Längsschnitt durch den Copulationsapparat. *vg*, Vagina; *rec.sem.ant*, vordere; *rec.sem.med*, mittlere; *rec.sem.lat*, seitliche und *rgo.sem.pst*, hintere Samenbehälter.

Fig. 6. *Segestria senoculata* Linn. Die Wand des vorderen Samenbehälters stark vergrößert.

Fig. 7. *Segestria senoculata* Linn. Die Wand des hinteren Samenbehälters stark vergrößert.

Fig. 8. *Clubiona montana* L. Koch. Längsschnitt durch den Copulationsapparat. *rec.sem.III*, Tertiäre Samenbehälter.

Fig. 9. *Clubiona corticalis* Walck. Längsschnitt durch den Copulationsapparat. *rec.sem.III*, tertiärer Samenbehälter.

Fig. 10. *Tibellus oblongus* Walck. Die Wand des primären Samenbehälters stark vergrößert.

Fig. 11. *Tibellus oblongus* Walck. Die Wand des sekundären Samenbehälters (*rec.sem.II*) stark vergrößert.

Untersuchungen über den Bau, die Entwicklung und die Bedeutung des Parietalauges von Sauriern.

Von

Dr. M. Nowikoff,
Privatdozent der Universität Moskau.

Mit 10 Figuren im Text und Tafel III—VIII.

Inhalt.

Seite
Einleitung 119
I. Historische Übersicht 120
II. Die Entwicklungsgeschichte des Parietalauges 128
  1. Die erste Anlage der Parietalorgane und die Bildung der primären Ausstülpung 128
  2. Die Teilung der primären Ausstülpung in zwei Blasen 132
  3. Die Bildung des Parietalnerven 134
  4. Die Differenzierung der Augenelemente 142
    a. Die Linse 142
    b. Die Retina 142
    c. Der Glaskörper 144
III. Die Histologie des erwachsenen Parietalauges 146
  1. Die Retina 148
    a. Die Sehzellen 150
    b. Die Pigmentzellen 155
    c. Die Ganglienzellen und die Nervenfaserschicht 157
    d. Die Bindegewebszellen 159
  2. Der Parietalnerv 160
  3. Die Linse 164
  4. Der Glaskörper 166
  5. Die bindegewebige Hülle des Parietalauges 169
IV. Über die Funktion des Parietalauges 171
  1. Histologische Beweise 171
  2. Experimentale Beweise 173
  3. Über den Charakter der Funktion 176
  4. Zur Frage über die biologische Bedeutung des Parietalauges bei recenten Eidechsen 178
V. Vergleichend-anatomische Bemerkungen 181
  1. Das Parietalauge und die Augen von wirbellosen Tieren 181

Seite
2. Das Parietalauge und die Seitenaugen der Vertebraten 184
3. Das Parietalauge und die Epiphyse 186
  a. Die Entwicklungsgeschichte der Epiphyse 186
  b. Der Bau der erwachsenen Epiphyse 190
    α. Die äußere Gestalt 190
    β. Histologie 191
    γ. Innervierung 192
  c. Beziehungen zwischen dem Parietalauge und der Epiphyse . . 194
VI. Untersuchungsmethoden 199
Verzeichnis der zitierten Literatur 201
Erklärung der Abbildungen 203

Einleitung.

Ein gut ausgebildetes Parietalauge ist nur bei wenigen Wirbeltierformen zu treffen. Man findet zwei in der Medianlinie nacheinander gelegene Parietalaugen bei *Petromyzon* und ein vor der Epiphyse liegendes Parietalauge bei einigen Sauriern und bei *Sphenodon punctatus*. Diese geringe Verbreitung des Organs ist wohl die Ursache dazu, daß es bis jetzt verhältnismäßig wenig erforscht wurde. Die zweite Ursache besteht in technischen Schwierigkeiten der Untersuchung. Solche Schwierigkeiten sind allerdings nicht zu groß beim Studium des nur mit einem weichen knorpeligen Schädel versehenen *Ammocoetes*, ebenso der Embryonen von Eidechsen. Dementsprechend ist unsre Kenntnis sowohl über den Bau des Parietalauges von *Ammocoetes*, besonders nach den Untersuchungen STUDNIČKAS, als auch über die jüngeren Entwicklungsstadien des Eidechsenauges, wo jedoch die Zellelemente noch nicht differenziert sind, viel vollständiger als die über den Bau des Parietalauges von erwachsenen Sauriern. Hier liegt das Organ in einem Schädelloch. Seine bindegewebige Hülle wächst ganz fest mit dem Periost des Parietalknochens zusammen, so daß bei der geringen Größe des Auges eine Auspräparierung desselben ohne Beschädigung der Struktur sich als ganz unmöglich erweist. Zur Untersuchung des Auges soll man daher zuerst den umgebenden Knochen dekalzinieren, welcher Prozeß jedoch äußerst vorsichtig vorgenommen werden muß, da die histologischen Elemente von der Wirkung der Säuren stets mehr oder weniger leiden. Es wird daraus verständlich, daß unsre Kenntnisse über die Histologie und dementsprechend auch über die vergleichend-anatomische und physiologische Bedeutung des Organs sehr mangelhaft sind. Bis zu der letzteren Zeit wußte man nichts über das

Vorhandensein eines Parietalnerven bei den erwachsenen Sauriern; die Retina des Parietalauges teilte man ganz schematisch in einige Schichten, wobei sowohl die Bedeutung dieser Schichten als auch ihre Beziehungen zueinander unbekannt blieben. Aus diesem Mangel an sicher bekannten Tatsachen erwuchs die Vorstellung, daß das Parietalauge ein rudimentäres Organ sein soll. In meinem kurzen Berichte (07) über die Histologie des Parietalauges von erwachsenen Eidechsen und über einige physiologische Experimente mit demselben Organ habe ich eine andre Auffassung ausgesprochen, diejenige nämlich, daß bei einigen Saurierarten (*Lacerta agilis* und *Anguis fragilis*) das Parietalauge lebenslang funktionsfähig bleibt und zur Unterscheidung des Lichtes und des Schattens dient. In der vorliegenden Abhandlung soll diese Ansicht auf einer breiteren Grundlage bestätigt werden. Zur besseren Aufklärung mancher histologischen Details wurde ich genötigt embryologische Untersuchungen vorzunehmen, welche mir auch einige neue und interessante Tatsachen geliefert haben. Nachdem mir aber die Histologie des betreffenden Organs und der benachbarten Gehirnpartien klar geworden ist, bin ich imstande, meiner Arbeit auch einige vergleichend-anatomische Betrachtungen anzuknüpfen. Schließlich war es von Interesse auch die biologische Bedeutung des Organs zu erwägen.

Die vorliegende Untersuchung wurde teils im Zoologischen Institut zu Heidelberg, teils im Vergleichend-anatomischen Institut zu Moskau ausgeführt. Den Direktoren der genannten Anstalten, Herrn Prof. O. Bütschli und Herrn Prof. M. A. Menzbier bringe ich für die liebenswürdige Überlassung eines Arbeitsplatzes meinen verbindlichsten Dank. Einen Teil des embryologischen Materials hat mir Dr. G. Belogolowy geliefert, wofür ich ihm auch an dieser Stelle danke.

I. Historische Übersicht.

Die Literaturangaben über das Parietalauge sind schon von früheren Autoren (Gaupp 98, Studnička 05) sehr sorgfältig zusammengestellt worden, so daß ich in nachfolgenden Zeilen nur auf die wichtigsten Momente der Entwicklung unsrer Kenntnisse über das uns interessierende Organ einzugehen brauche. Das Organ wurde verhältnismäßig vor kurzem, nämlich im Jahre 1872, von Leydig entdeckt. Bei den Embryonen von *Lacerta agilis*, *Lacerta muralis* und *Lacerta vivipara* bemerkte der genannte Autor »über dem Zwischenhirn oder der Gegend des dritten Ventrikels einen lebhaft schwarzen Punkt, der gerade durch seine Farbe von dem sonst, mit Ausnahme des Augenschwarzes, ganz pigmentlosen, also hellen Kopf abstach« . . . . »Unter dem Mikroskop, bei starker Vergrößerung, besteht der Körper aus länglichen, einem Cylinderepithel ähnlichen Zellen, so geordnet, daß sie zusammen eine flache Grube von rundlichem Umriß bilden. Der Rand der Grube ist nach oben gewendet und hat einen dichten schwarzen Gürtel von Pigment; dieser ist es eben, welcher schon fürs freie Auge das Organ sehr bemerklich macht. Etwas weniges, zerstreutes Pigment umspinnt auch sonst das ganze Gebilde« . . . . »Das Organ ist keineswegs, woran man zunächst denken könnte, die embryonale Zirbel, denn diese folgt erst darunter und ist von ganz andrer Beschaffenheit.« Das beschriebene Gebilde befindet sich an der Stelle des Loches im später sich bildenden Scheitelbeine. Ein ähnliches Organ konnte Leydig auch bei *Anguis fragilis* konstatieren. »Wie das Organ zu deuten sei«, bemerkt er weiter, »wird im Augenblick wohl niemand zu sagen sich imstande fühlen. Doch kann ich nicht umhin, einstweilen an die ‚Stirndrüse‘ der Batrachier zu denken und etwas dieser Bildung Verwandtes zu vermuten« (72, S. 72—75).

Das neuentdeckte Organ zog zuerst keine große Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich. In der Literatur der darauffolgenden Jahre finden wir keine genaueren Angaben über das »Leydigsche Organ«. Erst 12 Jahre später erschien eine wichtige Mitteilung von Strahl (84), in welcher er das Parietalorgan von Eidechsen als einen Teil der Epiphyse auffaßte.

Zu derselben Zeit wurde auch die Arbeit von Ahlborn (84) veröffentlicht, welche, obgleich sie die Reptilien nicht berücksichtigt, für die Entscheidung der Frage über die Bedeutung des »Leydigschen Organs« von großer Wichtigkeit war. Das Studium der Entwicklungsgeschichte von Fischen und Amphibien führt nämlich Ahlborn zum Schlusse, daß die Glandula pinealis nichts andres als Rudiment einer unpaaren Augenanlage sein soll.

Im Jahre 1886 ist schon eine größere Anzahl von wichtigen Publikationen über das Parietalauge von Reptilien erschienen. So hat de Graaf (86) die erste Beschreibung des Baues des Organs geliefert und es mit den Augen von einigen Wirbellosen (Cephalopoda, Pteropoda, Heteropoda) verglichen.

Rabl-Rückhardt (86) wies darauf hin, daß das Perietalorgan seine höchste Entwicklungsstufe bei einigen mesozoischen Reptilien erreichen und ihnen zur Wahrnehmung der Intensität der Sonnenstrahlen dienen sollte.

Wiedersheim (86) hat die Vermutung ausgesprochen, daß das Organ auch bei den jetzt lebenden Reptilien einen gewissen Grad der Funktionsfähigkeit besitze.

In sämtlichen bis jetzt zitierten Abhandlungen wurde der histologische Bau des Organs kaum berücksichtigt. Diese Lücke wurde von Spencer (87) durch seine eingehende Untersuchung "On the presence and the structure of the Pineal Eye in *Lacertilia*" ausgefüllt. Spencer unterscheidet im Parietalauge von *Hatteria punctata* und von verschiedenen Sauriern eine aus fadenförmigen Zellen bestehende Linse, eine kompliziert gebaute Retina und einen Nervenstrang, welcher das Auge mit dem distalen Epiphysenende verbindet. Spencer konnte jedoch kein einziges Parietalauge auffinden, wo alle genannten Bestandteile als funktionsfähig betrachtet werden könnten. Daher hält er es für ein rudimentäres Organ. Ontogenetisch entsteht das Parietalauge als ein sekundäres Differenzierungsprodukt des distalen Epiphysenteiles, phylogenetisch ist es als ein dem larvalen Tunicatenauge homologes Gebilde zu erachten.

Die oben angeführten Angaben Spencers wurden von Béraneck (87) ergänzt und zum Teil verbessert. Béraneck war der erste, der den richtigen Verlauf des Parietalnerven feststellen konnte. Dieser entspringt nämlich nicht vom distalen Epiphysenende; er zieht vielmehr an der ventralen Epiphysenwand und nimmt seinen Ursprung vom Zwischenhirndach neben der Basis der Epiphyse. Der Nervenstrang ist nur in den früheren Entwicklungsstadien zu beobachten. Bei erwachsenen Tieren verschwindet er vollständig.

In demselben Jahre tritt Leydig (87) mit einer neuen Auffassung des Perietalorgans hervor. Indem er jetzt dem Organ die Bedeutung eines dritten Auges abspricht, betrachtet er es als ein Hautsinnesorgan und vergleicht es mit den Organen der Seitenlinie von Fischen. Es soll wahrscheinlich das Organ eines sechsten Sinnes sein.

Die ersten genaueren Beobachtungen über das dritte Auge von Wirbeltieren haben ein allgemeines Interesse zu diesem merkwürdigen Organ erweckt. «Depuis quelques mois en France», schreibt Baudouin (87, S. 501), «depuis plus d'un an déjà à l'étranger, il n'est question que de la glande pinéale et de ses rapports avec le troisième œil des Vertébrés.»

Im Jahre 1888 wurden die Arbeiten von Strahl und Martin über die Entwicklungsgeschichte des Parietalauges von Eidechsen und die Aufsätze von Owsjannikow und von Beard über die Parietalorgane der Cyclostomen veröffentlicht. Diese Untersuchungen bestätigen die Angabe BÉRANECKS, daß das Parietalauge als eine Ausstülpung der dorsalen Zwischenhirnwand sich bildet; außerdem liefern sie einige neue Tatsachen bezüglich der Histologie des Organs, hauptsächlich bezüglich seiner Retina. Alle eben genannten Autoren betrachten das betreffende Gebilde als ein rudimentäres Sehorgan.

Eine der oben angeführten ganz entgegengesetzte und wieder neue Auffassung vertritt indessen LEYDIG in zwei nacheinander folgenden Aufsätzen. Das Parietalorgan der Reptilien ist nach ihm: »weder ein Auge, noch ein sonstiges Sinneswerkzeug; es bedeutet vielmehr einen in Rückbildung und Verödung begriffenen Hirnteil, der, insolange er noch wirkt, dem Lymphgefäßsystem dient« (89, S. 718). Er bekennt wohl, daß das Organ »durch innere Sonderung an ein Auge gemahnen kann, aber weil es nervenlos ist, unmöglich die Leistung eines Sinneswerkzeuges wird auszuüben vermögen« (91, S. 284).

Gleichzeitig mit diesem Meinungsaustausch bezüglich der physiologischen Bedeutung des Parietalorgans wurde auch die Frage über die Art seiner Entstehung und über seine morphologischen Beziehungen zu der Epiphyse lebhaft diskutiert. BÉRANECK (92, 93) auf Grund seiner Untersuchungen über *Anguis* und *Lacerta*, ebenso wie HILL (94) und STUDNIČKA auf Grund des Studiums der Fischembryologie gelangen zum Ergebnis, daß das Parietalauge und die Epiphyse zwei voneinander unabhängige Gebilde darstellen, von denen jedes mit einem besonderen Nerven versehen wird. Die erste Anlage der Organe erscheint, nach BÉRANECK (93, S. 677), in Form von zwei besonderen Ausstülpungen, von welchen die vordere dem Parietalauge, die hintere der Epiphyse entspricht.

Demgegenüber bestätigt KLINCKOWSTRÖM (93, 94) die frühere Angabe SPENCERS und formuliert die Resultate seiner Untersuchung mit folgenden Worten: «L'œil pariétal ou pinéal est un diverticule de la glande pinéal, ou plutôt il en est originairement le bout distale. Chez *Iguana* comme chez *Anguis* et *Lacerta* il se forme aux dépens de l'épiphyse et non parallèlement à elle» (93, S. 299).

Bezüglich der ersten Anlage des Parietalauges und der Epiphyse wurde im Jahre 1893 von LOCY eine ganz abweichende Angabe veröffentlicht. Auf demjenigen Stadium der Entwicklung von *Squalus acanthias*, wo die Medullarrinne noch nicht geschlossen wird, kann man, nach dem genannten Autor, hinter den beiden Ausstülpungsstellen der Seitenaugen noch zwei Paare der sogenannten "accessory optic vesicles" bemerken. Das hintere Paar geht später zugrunde, das vordere aber entwickelt sich zu einer Epiphyse. Die letztere ist also paariger Herkunft und den Seitenaugen homolog. In bezug auf das Parietalauge derjenigen Tiere, bei welchen es klar ausgesprochen wird, vermutet Locy, daß es dem angeschwollenen distalen Epiphysenende von *Squalus* entspricht.

Die einstimmige Behauptung mehrerer Autoren, daß das Parietalorgan von Reptilien, wenigstens im jugendlichen Zustand, einen deutlichen Augenbau besitzt und durch einen Nervenstrang mit dem Zwischenhirn verbunden wird, hat auch Leydig veranlaßt, eine nochmalige Nachuntersuchung des Organs vorzunehmen. In seiner letzten, dem Parietalauge gewidmeten Arbeit (96) bekennt dieser Autor, daß der Parietalnerv bei den jüngeren Embryonen von *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis* zu sehen ist, daß er jedoch im späteren Alter durch einen bindegewebigen Strang ersetzt wird, dessen untere, d. h. dem Gehirn naheliegende Partie allerdings ihren früheren nervösen Charakter zum Teil bewahren kann. Ferner behauptet Leydig, daß das Parietalorgan seinem ganzen Bau nach mit einem Sehorgan vollkommen übereinstimmt, und vergleicht es mit den Ocellen einiger Hexapoda.

Nach dieser Publikation Leydigs, nachdem also einerseits einige Hauptpunkte der Entwicklungsgeschichte des Parietalauges festgestellt, anderseits eine gewisse Einigkeit der Meinungen über die Bedeutung des Organs als eines rudimentären Auges erzielt wurden, vermindert sich das Interesse der Forscher zum Parietalauge, so daß in der zoologischen Literatur folgender Jahre nur eine geringe Anzahl von Untersuchungen über diesen Gegenstand zu treffen ist.

Natürlich war der Stand der damaligen Kenntnisse der Parietalorgane noch unzulänglich, was Gaupp in den Schlußworten seines Sammelreferates (98, S. 285) folgendermaßen ausdrückt: »Viele Spezialfragen sind aufs neue zu prüfen. Das Parapinealorgan der Cyclostomen genetisch wie strukturell nochmals genau zu verfolgen, die merkwürdige Differenz in der Zirbelbildung bei *Anguis* und *Lacerta* . . . einer genauen Prüfung zu unterziehen, die etwaige Beziehung der Zirbel zu den Ganglia habenulae festzustellen, die Verbreitung und das Verhalten des Tractus parietalis und Tractus pinealis in der ganzen Wirbeltierreihe zu verfolgen, sind einige solcher Aufgaben. Gerade diesem letzten Punkt wird, wie mir scheint, die allergrößte Bedeutung zukommen. Was bisher bekannt ist, fordert ermutigend zu weiterer Untersuchung auf. Aber selbst bei den vieluntersuchten Sauriern bleiben noch manche Probleme: die genaue Entwicklungsgeschichte bei den Formen, die ein nicht augenähnliches oder gar kein Parietalorgan besitzen. Und — last, not least — auch die Frage nach der funktionalen Bedeutung der Zirbel und des Parietalorgans braucht noch nicht als in allen Fällen aussichtslos von der Hand gewiesen zu werden. Es sprechen genug Momente dafür, daß auch in dieser Hinsicht die Tatsachen, gefragt, selbst noch antworten werden. Und die gleiche Zuversicht darf man auch den morphologischen Fragen gegenüber hegen, die jetzt noch so manche zweifelhafte und strittige Punkte darbieten.«

Ich habe dieses längere Zitat angeführt, da es ein Programm der späteren Untersuchung enthält, welches seine Geltung bis jetzt noch nicht verloren hat. Während der verflossenen 12 Jahre sind nur wenige von Gaupp aufgestellte Fragen entschieden worden. Auch die vorliegende Arbeit, in welcher ich mich bemüht habe möglichst alle Fragen in bezug auf das Parietalauge von Sauriern zu diskutieren, läßt einige Punkte des angeführten Programms unentschieden, so daß die weiteren Untersuchungen auf demselben Gebiete, die Untersuchungen mit einem umfangreicheren und mannigfaltigeren Material noch zu wünschen sind.

Von neueren Arbeiten sollen hier zuerst diejenigen von Studnička angeführt werden. In seinem Aufsatz »über den feineren Bau der Parietalorgane von *Petromyzon marinus*« (99) gibt der genannte Forscher eine genaue histologische Beschreibung der Retina des Parietalauges von Cyclostomen. Im Gegensatz zu der früheren Einteilung (Beard, 88) dieser Retina in drei Schichten: 1) Stäbchen, 2) Zellkerne und 3) granular-gestreifte Schicht mit Ganglienzellen, beschreibt Studnička zellige Elemente der Retina, deren Schichtung nur dadurch hervorgerufen wird, daß die Zellkerne gewöhnlich in einer und derselben Ebene liegen. Er unterscheidet hier: 1) Stützzellen, welche die ganze Dicke der Retinawand durchsetzen, 2) Sinneszellen, deren distale Enden in das Augenlumen hineinragen und deren proximale Teile je in einen Nervenfortsatz ausgezogen werden, und 3) Ganglienzellen, welche unterhalb der Sinneszellen zwischen den Fortsätzen der letzteren zerstreut liegen. Auf meinen Schnittserien durch das Pinealorgan von *Ammocoetes* konnte ich die Beschreibung Studničkas in vollem Maße bestätigen. Auch bezüglich der Retina des Parietalauges von Sauriern habe ich nachgewiesen (07), daß sie ihrem Bau nach mit derselben von Cyclostomen in manchen Punkten übereinstimmt.

Im Jahre 1905 erschien die Monographie von Studnička über die Parietalorgane, in welcher er auf Grund eines bedeutenden Literaturmaterials, ebenso wie auf Grund seiner eignen Beobachtungen eine sehr ausführliche Beschreibung sowohl des Parietalauges als auch der benachbarten Organe, d. h. der Epiphyse und der Paraphyse, von verschiedenen Vertebraten liefert. Mit anschaulichen Schemata illustriert er die Beziehungen des Pinealorgans (der Epiphyse) und des Parapinealorgans (des Parietalauges von Sauriern) zum Gehirn und zeigt, daß die Anlage eines Parapinealorgans, abgesehen von Cyclostomen und Sauriern, nur noch bei einigen Teleostiern zu treffen ist, bei welchen sie jedoch zu keinem augenähnlichen Organ wird. Bei den übrigen Wirbeltieren findet man nur eine mehr oder weniger gut ausgebildete Epiphyse, welche im Gegensatz zu dem Parapinealorgan, dessen Nervenstrang von der Commissura habenularis entspringt, entweder gar nicht oder von der Commissura posterior innerviert wird.

Als eine wichtige Ergänzung zu der Monographie STUDNIČKAS erachte ich die vor kurzem erschienene Arbeit von SCHMIDT (09), welcher die früher noch nicht näher bekannten Parietalorgane von 32 Saurierarten beschreibt.

Von großem Interesse sind die Angaben DENDYS über die vergleichend-anatomische Bedeutung der Parietalorgane von *Sphenodon punctatus* (99) und *Geotria australis* (07). Auf den oben erwähnten Beobachtungen LOCYS, ebenso wie auf eignen Untersuchungen sich stützend, betrachtet DENDY die beiden Parietalorgane als zwei Gebilde, welche bei den Vertrebratenahnen ein den Seitenaugen seriell homologes Paar bilden sollten und bei den jetztlebenden Formen erst sekundär in eine mediane Linie eins hinter dem andern verschoben seien. Bei *Sphenodon* soll die linke Ausstülpung des Zwischenhirndaches in das Parietalauge, die rechte in die Epiphyse oder »parietal stalk« sich umwandeln. »In *Lacertilia*«, sagt DENDY (99, S. 147): "the parietal stalk represents either the right or left parietal eye". Ich muß gestehen, daß die Angabe über die Paarigkeit der Parietalorgane der Reptilien in dem Aufsatze DENDYS nur sehr schwach bewiesen wird. Die Herkunft des Parietalnerven vom linken (*Sphenodon*) oder vom rechten Ganglion habenulae (einige Lacertilien) beweist nur, daß das Parietalauge eventuell als ein Seitenorgan betrachtet werden darf. In bezug auf die Epiphyse aber, welche ihre Nervenfasern von der Commissura posterior bekommt, hat DENDY keine sicheren Gründe angeführt, welche sie mit dem Parietalauge zusammen für ein paariges Organ zu halten erlauben würden. "The evidence in favour of the originally paired character of the parietal eye in *Sphenodon*", schreibt DENDY (99, S. 135): "is derived principally from the fact that the eye itself arises on the left-hand side of the middle line, while the 'parietal stalk' appears almost or quite in the middle line, and therefore a little to the right of the parietal eye." Diese Lage der jungen Epiphyse genau bzw. fast genau in der Medianlinie kann jedenfalls nicht als Beweis ihres paarigen Charakters gelten.

Zur Begründung seiner Ansicht über die Paarigkeit der Parietalorgane von *Geotria australis* führt DENDY schon mehrere Beobachtungen an, welche seiner Hypothese einen bedeutenden Grad der Wahrscheinlichkeit verleihen. Die drei Hauptgründe sind folgende: "1) The parapineal organ, in its position to the left of the pineal, still shows evidence of its primitive paired character. 2) The structure of the pineal and parapineal organs is essentially identical, although the former is much more highly developed than the latter. 3) The connection of each of the two sense organs with the corresponding member of the habenular ganglion pair need no longer be questioned." (07, S. 25).

An dieser Stelle möchte ich hinzufügen, daß ähnliche Vermutungen über den paarigen Charakter der Parietalorgane auch von andern Autoren ausgesprochen wurden. So meint GASKELL (90, S. 436), daß die krebsartigen Ahnen von Vertebraten mit einem Paar von Parietalaugen versehen wurden. FÜRBRINGER (02) weist darauf hin, daß das Parietalauge und das Pinealorgan ursprünglich nebeneinander liegen, d. h. nicht »dorso-midiane«, sondern »dorso-mediale« Organe darstellen könnten.

In der neueren Zeit hält GISI (07, S. 133) die Angabe DENDYS über die Paarigkeit der Parietalorgane von *Hatteria punctata* für wahrscheinlich.

Durch tatsächliche Beweise wurde die besprochene Auffassung von CAMERON (03, S. 395) bestätigt. Das Studium der Entwicklungsgeschichte von Amphibien führt diesen Autor zum Ergebnis, daß "the ancestors of Vertebrates must have possessed a pair of parietal eyes which may have been serially homologous with the ordinary Vertebrate eyes".

Die Entdeckungen von STUDNIČKA und von DENDY bilden einen bedeutenden Fortschritt unsrer Kenntnisse der Parietalorgane. Durch diese Entdeckungen ist ein Teil des oben angeführten, von GAUPP zusammengestellten Programmes erfüllt. Sie betreffen jedoch hauptsächlich Cyclostomata; unsre Kenntnisse der Parietalorgane von Reptilien, insbesondere von unsern einheimischen Eidechsen, sind aber seit der Arbeit GAUPPS kaum viel größer geworden. Dieser Umstand hat mich veranlaßt, die Untersuchung der Parietalorgane vor einigen Jahren vorzunehmen. Der Mangel an embryologischem

Material hat mich genötigt vor 3 Jahren einen kurzen Aufsatz ausschließlich über die erwachsenen Parietalaugen zu publizieren. Erst jetzt, nach mehreren Unterbrechungen meiner Untersuchung, bin ich imstande eine möglichst allseitige Schilderung dieser merkwürdigen Organe von Sauriern zu geben.

II. Die Entwicklungsgeschichte des Parietalauges.

Für das Studium der Entwicklungsgeschichte des Parietalauges dienten mir die in einer konzentrierten Sublimatlösung, bzw. in HERMANNscher oder GILSONscher Flüssigkeit fixierten Embryonen von *Lacerta agilis, muralis* und *vivipara*. Der Prozeß der Augenbildung verläuft bei allen drei Arten ziemlich ähnlich. Die erste Anlage der Parietalorgane konnte ich am deutlichsten bei *Lacerta agilis*, das Zerfallen der sogenannten primären Ausstülpung in die Augen- und Epiphysenanlage, ebenso wie die Bildung des Parietalnerven — bei *Lacerta vivipara* und schließlich den Prozeß der Differenzierung der Zellen in der Augenwand — bei *Lacerta muralis* verfolgen.

1. Die erste Anlage der Parietalorgane und die Bildung der primären Ausstülpung.

Schon seit den ersteren Untersuchungen über die Entwicklung der Parietalorgane konnte man zwei Typen dieses Prozesses feststellen. Sie werden von GAUPP (97, S. 254) folgendermaßen charakterisiert: »Der erste Typus ist der, daß unabhängig voneinander zwei Ausstülpungen am hinteren Teil des Zwischenhirndaches auftreten: eine vordere, zuerst etwas größere, die ein klein wenig früher entsteht, und eine dicht dahinter gelagerte, anfangs etwas kleinere, die der ersten auch zeitlich etwas nachfolgt. Bei einem zweiten Typus sind die Verhältnisse dadurch verschoben, daß die hintere kleinere Ausstülpung sich nicht erst hinter der Basis der ersteren am Zwischenhirndach, sondern am dorsalen Umfang der vorderen Ausstülpung bildet.«

Nach andern Autoren, wie z. B. nach KLINCKOWSTRÖM, besteht der zweite Typus jedoch darin, daß die distale Partie der anfangs allein sich bildenden hinteren Ausstülpung abgeschnürt wird und dadurch den Ursprung der vorderen Blase, dem späteren Parietalauge, gibt.

Der Hauptunterschied zwischen den beiden Typen soll allerdings darin bestehen, daß in einem Falle das Auge und die Epiphyse unabhängig voneinander entstehen, im zweiten dagegen die beiden Gebilde zuerst in Form einer einzigen Ausstülpung auftreten, um später in zwei besondere Blasen zu zerfallen.

Über die Frage, nach welchem Typus die Entwicklung der Parietalorgane bei dieser oder jener Saurierart geschieht, wurden in der Literatur oft ganz entgegengesetzte Meinungen ausgesprochen.

In seiner ersten Arbeit über die Entwicklung des Parietalauges von *Lacerta agilis* schreibt BÉRANECK (87, S. 392): »Von der Decke der vorderen Gehirnblase ragt eine Erweiterung gegen die Rückenfläche zu vor und legt sich an die Ectodermschicht an. Gegen ihren mittleren Teil zu verengert sich diese Erweiterung und teilt sich so in zwei kleine Bläschen, die miteinander in Kommunikation stehen und sich gemeinschaftlich in die Gehirnhöhle öffnen. Von diesen beiden noch unvollkommen entwickelten Bläschen stellt das eine, das vordere, das zukünftige Parietalauge, das andre, hintere, die Epiphysis dar.« Im Jahre 1892 bemerkt jedoch derselbe Autor, daß das Parietalauge und die Epiphyse von *Anguis* und *Lacerta* ganz verschiedene, voneinander unabhängige Gebilde sein sollen. Schließlich in seinem Aufsatze über die Individualität des Parietalauges (93, S. 676—677) finden wir folgende Angabe: «Les observations de HILL chez *Coregonus*, celles de STUDNIČKA chez *Petromyzon*, les miennes chez *Lacerta* démontrent que le thalamencéphale donne naissance à deux diverticules distincts dont l'antérieur répond à l'œil pariétal, le postérieur à l'épiphyse.»

Der erste Typus der Entwicklung des Parietalauges wurde außerdem von LEYDIG (90) bei *Lacerta* und *Anguis* und von DENDY (99) bei *Hatteria punctata* beobachtet.

Über die Entwicklung der Parietalorgane nach dem zweiten Typus finden wir ebenfalls mehrere Angaben. So beschreibt HOFFMANN (90, S. 1988) bei *Lacerta agilis* und *muralis* »die erste Anlage der Epiphyse als eine kleine, blinddarmförmige Ausstülpung des hinteren Teiles des Zwischenhirndaches«, welche sich später in zwei Stücke gliedert, die Anlage des Parietalauges und die der Epiphyse. Dasselbe beobachtet auch MC KAY (88) bei *Grammatophora muricata*, STRAHL und MARTIN (88) bei *Anguis fragilis* und *Lacerta vivipara*, KLINCKOWSTRÖM (93) bei *Iguana tuberculata*. OWSJANNIKOW (88) hält für wahrscheinlich, daß die Parietalorgane von *Ammocoetes* ebenfalls nach demselben Typus entwickelt werden.

Eine eingehendere vergleichende Untersuchung über die ersten Entwicklungsstadien der Parietalorgane wurde von FRANCOTTE (94, 96) ausgeführt. Dieser Autor beobachtet den ersten Typus bei *Lacerta* und *Anguis*, den zweiten nur bei einigen *Anguis*-Exemplaren. Er behauptet, «que chez l'orvet comme chez *Lacerta vivipara*, le mode de formation normal et primitif des organes pariéto-épiphysaires se fait aux dépens de deux ébauches; il se produit d'abord un diverticule qui s'allonge en avant en une digitation aplatie: c'est le rudiment de l'œil pariétal. Il se forme immédiatement en arrière un diverticule qui deviendra l'épiphyse» (96, S. 22). Nur bei einigen Exemplaren von *Anguis* geschieht die Entwicklung der Parietalorgane auf einer anormalen Weise, indem hier zuerst eine einzige, für beide Organe gemeinsame Ausstülpung des Gehirndaches entsteht. «La séparation des organes dans le type anormal se produit par un sillon dorsal, qui s'annonce d'abord; puis il se produit un étranglement annulaire.» (96, S. 22.)

In der jüngsten Zeit neigt sich Schmidt wieder zur älteren Ansicht, daß das Scheitelauge vielmehr »eine Differenzierung des Epiphysenendes darstelle, als eine von der Epiphyse durchaus unabhängige Bildung« (09, S. 421).

Der erörterte Widerspruch der Angaben hat mich veranlaßt den jüngeren Entwicklungsstadien eine besondere Aufmerksamkeit zu widmen. Dabei hat es sich erwiesen, daß das jüngste Stadium von früheren Autoren überhaupt nicht berücksichtigt wurde. Die erste Anlage der Parietalorgane entsteht nämlich nicht in Form einer Ausstülpung, sondern in Form von zwei hintereinander gelegenen Verdickungen des Zwischenhirndaches. Auf Sagittalschnitten durch einen etwa 3 mm langen Embryo von *Lacerta agilis* (bei welchem man drei Hirnabschnitte unterscheiden kann) sieht man an der Stelle der späteren Parietalorgane zwei Verdickungen der Gehirnwand (Fig. 1), welche dadurch entstehen, daß die Ependymzellen hier etwas höher werden, wobei ihre Kerne in mehrere Reihen sich orientieren. Die ventrale Fläche der Hirndecke bleibt dabei ganz glatt und zeigt keine Spur irgendwelcher Ausbuchtung. Die vordere, kürzere und abgerundete Verdickung (Fig. 1 *Au*) ist die Anlage des Parietalauges, die hintere, längere (Fig. 1 *Epph*) — die der Epiphyse. Obgleich die beiden Gebilde unmittelbar hintereinander sitzen, sind sie ganz deutlich sowohl voneinander, als auch von der umgebenden Gehirnwand (*Gw*) abgegrenzt. Auf einigen Sagittalschnitten bekommt man den Eindruck (Fig. 1), daß die beiden Verdickungen nicht genau an der medianen Linie liegen, daß eine von ihnen etwas seitlich verschoben wird. Das hängt jedoch wahrscheinlich davon ab, daß der Schnitt nicht genau sagittal geführt wird. Beim Studium der Totalpräparate und der

Querschnitte (Fig. 2) war ich nicht imstande eine merkbare Verschiebung der genannten Anlagen seitwärts zu beobachten.

Die Idee BÉRANECKS von der Individualität des Parietalauges findet also eine neue Bestätigung. Im Laufe der weiteren Entwicklung der Parietalorgane findet man jedoch Bilder, welche schon nicht mehr so deutlich für eine solche Auffassung sprechen. Einige, beinah ebenso große wie die vorherbeschriebenen, bzw. $^1/_2$—1 mm längere Embryone zeigen auf Sagittalschnitten (Fig. 3) eine einzige, etwa bis zur Epidermis (*Ep*) reichende, Ausstülpung, deren Wand aus den beiden angeschwollenen Partien des Zwischenhirndaches besteht. Die Dicke dieser Wand ist jedoch nicht mehr so groß, wie die der primären Anschwellungen, so daß sie hier die Dicke des übrigen Zwischenhirndaches entweder gar nicht oder nur unbedeutend übertrifft. Der letztere Umstand deutet wohl darauf hin, daß bei dem Ausstülpungsprozeß auch eine äußere Ursache, etwa ein im Innern des Gehirns herrschender Turgordruck mitspielt. Infolge eines solchen Druckes wird die ausgestülpte Wand ausgedehnt und dementsprechend dünner, als auf dem vorherbeschriebenen Stadium.

Das Bild der primären Ausstülpung scheint beim ersten Blick den Ansichten derjenigen Autoren zu entsprechen, welche die Abstammung der Parietalorgane von einer gemeinsamen Anlage annehmen. Die innere, die Primärhöhle (Fig. 3 *Ph*) begrenzende Fläche dieser Ausstülpung bleibt ganz glatt. Wenn man jedoch das Bild mit stärkeren Vergrößerungen sorgfältig studiert, so trifft man auch hier die beiden abgesonderten Anlagen der späteren Parietalorgane. Die Grenze zwischen ihnen wird in Form einer allerdings schwachen, an der äußeren Fläche der Ausstülpungswand gelegenen Furche ausgesprochen. Die kleinere Anschwellung — das spätere Parietalauge (*Au*) stellt auf diesem Stadium die vordere Ausstülpungswand dar, die größere Anschwellung, d. h. die Epiphysenanlage (*Epph*), bildet die hintere und die dorsale Wand.

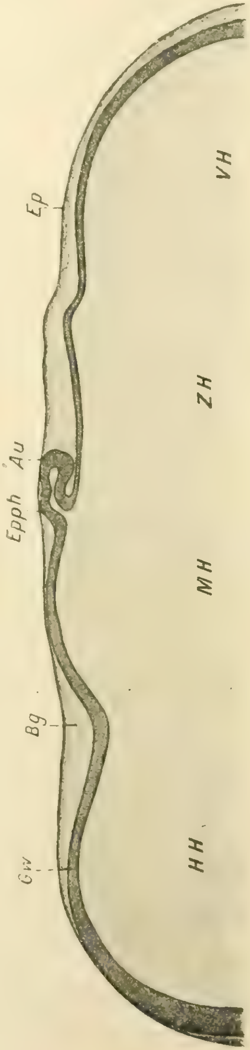
Meine Beobachtungen erlauben wohl die beiden gegensätzlichen Angaben über die erste Anlage der Parietalorgane zu versöhnen. Das Auftreten der primären Ausstülpung scheint nämlich durch zwei Faktoren bedingt zu werden, erstens durch eine intensivere Zellvermehrung an der betreffenden Stelle der Gehirnwand und zweitens durch einen Innendruck in der Gehirnhöhle. Wenn der erste Faktor energischer als der zweite wirkt, wenn also der Druck der Gehirnflüssigkeit nur unbedeutend ist, so kann jede der beiden Organanlagen eine besondere Ausstülpung bilden. Dieser Prozeß würde dem ersten Typus der

Entwicklung von Parietalorganen entsprechen. Stellen wir uns dagegen vor, daß der Turgor innerhalb des Gehirns bedeutend wird, so stülpen sich dadurch die beiden Anlagen passiv in Form eines einzigen Säckchens. Nach diesem zweiten Typus erfolgt auch die Bildung der Parietalorgane bei den von mir untersuchten Lacertae. In dieser Hinsicht stimmen meine Beobachtungen mit denjenigen Hoffmanns überein, widersprechen aber den Angaben von Béraneck und Francotte, welche bei *Lacerta* den zweiten Typus der Entwicklung von Parietalorganen festgestellt haben. In bezug auf *Anguis fragilis* sind die Angaben ebenfalls verschieden. Béraneck und Leydig nämlich schreiben dieser Species den ersten Typus der Entwicklung von Parietalorganen zu, Strahl und Martin dagegen den zweiten. Nach Francotte kann hier die Entwicklung nach den beiden Typen erfolgen. Es scheint also, daß die zweite, von mir angenommene Ursache, der Innendruck in der Gehirnhöhle, nicht nur bei verschiedenen Reptiliengattungen bzw. Arten, sondern auch bei den Vertretern einer und derselben Art variieren kann.

2. Die Teilung der primären Ausstülpung in zwei Blasen.

Die weitere Entwicklung der Parietalorgane erfolgt in der Weise, daß die gemeinsame Ausstülpung zu einem längeren Säckchen wächst, welches oralwärts gerichtet wird und dem Gehirndache dicht aufliegt. Das geschieht auf dem Stadium, wo die späteren fünf Gehirnabschnitte (Textfig. 1) schon angedeutet werden. Das Säckchen wird hier in zwei Teile eingeschnürt: einen distalen (*Au*) — das spätere Parietalauge, und in einen proximalen (*Epph*) — die spätere Epiphyse. Man unterscheidet jetzt (Fig. 4) eine Grenze zwischen den beiden Parietalorganen nicht nur an der äußeren Seite der Ausstülpung, wie auf dem vorhergehenden Stadium. Hier wird außerdem auch die Höhle des Säckchens in zwei Abschnitte zerlegt (Fig. 4 *Auh* u. *Epphh*), welche durch einen Kanal miteinander kommunizieren. Das Vorhandensein einer größeren Anzahl caryokinetischer Figuren (Fig. 4) beweist, daß die Organe im Zustande eines intensiven Wachstums sich befinden. Die Zellkerne sind auf betreffendem Stadium jedoch nicht mehr so dicht angeordnet wie vorher, woraus zu schließen ist, daß bei der Verlängerung der Ausstülpung auch eine mechanische Ausdehnung derselben eine gewisse Rolle spielt. Die Zellkerne liegen hier gewöhnlich an der äußeren Seite der Blasenwand; die innere Partie der letzteren besteht aus protoplasmatischen Zellteilen, in welchen eine zur inneren Fläche senkrecht gerichtete Streifung zu sehen ist. In diesen plasmatischen Zellteilen geschieht gewöhnlich die mitotische Kernteilung (Fig. 4, 5).

Sowohl auf Sagittal- (Fig. 4) als auch auf Querschnitten (Fig. 5) durch den Kopf der Embryonen von etwa 4 mm Länge beobachtet man, daß die distale Partie der Ausstülpung sich mit dem Gehirndach in Berührung befindet. Die Grenze zwischen den beiden Epithelien tritt hier allerdings sehr deutlich hervor. Was die dorsale Fläche der Ausstülpung anbetrifft, so liegt sie in Form von zwei Höckerchen (Fig. 4 *Auw* u. *Epphw*) in der Nähe der Epidermis (*Ep*), welche sie bei einigen Exemplaren fast berührt.



Textfig. 1.

Lacerta vivipara. Embryo von 4 mm Länge. Sagittalschnitt. Dorsale Gehirnwand mit den sich bildenden Parietalorganen. Vergr. 78. *Au*, Parietalauge; *Bg*, Bindegewebe; *Ep*, Epidermis; *Epph*, Epiphyse; *Gw*, Gehirnwand; *H.H*, Hinterhirn; *MH*, Mittelhirn; *VH*, Vorderhirn; *ZH*, Zwischenhirn.

Aus Fig. 4 ist ersichtlich, daß die Ausstülpungswand an der ringförmigen Grenze zwischen dem späteren Parietalauge und Epiphyse etwas dünner als die übrige Wand geworden ist. Auf weiteren Entwicklungsstadien wird diese Stelle noch dünner; dabei verengert sich auch allmählich die Öffnung zwischen den beiden Höhlen, so daß die gemeinsame Ausstülpung schließlich in zwei Teile vollständig eingeschnürt wird. Die beiden davon entstandenen Blasen bleiben jedoch noch lange miteinander in Berührung (Fig. 6).

Nachdem die Anlage des Parietalauges von der primären Ausstülpung abgeschnürt wird, erscheint sie in Form einer rundlich-dreieckigen Blase (Fig. 6, 7). Die ventrale Wand der letzteren, d. h. die spätere Retina des Parietalauges, ist gleichmäßig dick und besteht aus noch nicht differenzierten Ependymzellen. Die kugeligen bzw. ovalen Zellkerne liegen hier in zwei bis drei Reihen an der äußeren Seite der Blasenwand. Die innere Lage der letzteren ist, mit Ausnahme von einigen caryokinetischen Figuren, vollständig kernfrei. Die dem Innenraum zugewendeten Zellenden tragen, ebenso wie auf vorhergehendem Stadium (Fig. 5), besondere härchen- bzw. cilienähnliche Fortsätze (Fig. 6, 7).

Die dorsale Wand der Augenblase zeigt eine dem Blasenlumen zugerichtete Konvexität, und stellt auf diese Weise eine Art Linse (Fig. 6, 7 *Ln*) dar. Die Linse ist dicht mit Zellkernen gefüllt, welche in mehreren Reihen liegen. Die Zellen sind hier sehr stark in die Länge ausgezogen, so daß auch die Kerne oft stäbchenartig aussehen (Fig. 6*Ln*). Die innere Fläche der Linsenzellen ist ebenfalls mit haarähnlichen Bildungen besetzt.

Auf demselben Stadium erscheinen bei *Lacerta muralis* im Lumen der Augenblase verzweigte Zellen (Fig. 6 *Gkz*), welche die Anlage des späteren Glaskörpers bilden. Genaueres über die Herkunft dieser Zellen werde ich bei der Besprechung der weiteren Entwicklungsstadien mitteilen.

3. Die Bildung des Parietalnerven.

Neben einer großen Anzahl Beschreibungen des Parietalnerven bei älteren Embryonen von Sauriern findet man in der Literatur fast gar keine Angaben über die Genese desselben. Nur in der Arbeit Béranecks trifft man eine kurze Schilderung der ersten Anlage des Parietalnerven bei einem 15 mm langen *Anguis*-Embryo. «La vésicle optique», schreibt der genannte Autor: «est peu distante de la voûte du cerveau intermédiaire. Sa face inférieure, celle qui regarde l'encéphale, présente un petit amas cellulaire mettant en relation la rétine de l'œil pinéal avec la voûte du thalamencéphale. Cet amas cellulaire est la première indication que j'ai observée du futur nerf pariétal» (92, S. 681).

Demgegenüber bemerkt Klinckowström, daß er bei jüngeren *Iguana*-Embryonen keine Spur von einem Parietalnerven zu entdecken vermochte. Das vollkommen abgeschnürte Parietalauge soll hier keine nervöse Verbindung sowohl mit dem Zirbel als auch mit dem Gehirn haben. Der Nerv erscheint erst später in Form eines geschlängelten Stranges, der den Retinaboden mit dem sogenannten Parietalcentrum des Zwischenhirns verbindet. Dementsprechend vermutet Klinckowström, daß der Parietalnerv als eine Neubildung zustande kommt, »die durch Auswachsen von Faserzügen, sei es von dem Hirndache zum Retinalboden, sei es vice versa, im Laufe der Entwicklung entsteht« (94, S. 258, 9).

Die beiden genannten Autoren bieten allerdings keine sichere Angaben über die Genese des Parietalnerven dar. »Vom Standpunkte der modernen Anschauungen über die Entwicklung des Nervensystems«, schreibt GAUPP (97, S. 263), »muß man die Frage nach der Genese des N. parietalis spezifizieren zu der Frage nach den Zellen, von denen die Fasern auswachsen, und, was darin zum Teil schon eingeschlossen ist, nach der Richtung, in der das Auswachsen erfolgt. Es liegt hierüber noch keine tatsächliche Beobachtung vor, und so muß man sich begnügen mit der Vermutung, daß es doch wohl Zellen des Parietalauges sind, von denen aus das Auswachsen der Fasern in cerebropetaler Richtung erfolgt.«

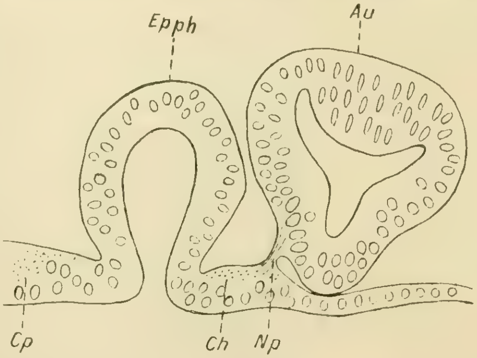
Auch die späteren Autoren haben beim Studium der Entwicklung des Parietalnerven wenig Erfolg gehabt. So bemerkt STUDNIČKA, daß »über die Richtung, in der die Fasern des Parietalnerven wachsen, ob vom Gehirn in das Parietalauge hinein oder, was man nach der Analogie mit dem Pinealorgan und mit den paarigen Augen erwarten sollte, in der umgekehrten Richtung, also centripetal, keine Angaben vorliegen« (05, S. 144). Über die Entwicklung des Pinealnerven von *Petromyzon* berichtet STUDNIČKA, daß in den epithelialen, das Pinealorgan mit dem Gehirndache verbindenden Stiel von der Retina des Organs Nervenfasern hineinwachsen, »und zwar in vollkommen ähnlicher Weise, wie es von FRORIEP und HIS an dem Sehnerven der paarigen Augen beobachtet wurde« (05, S. 18).

Nach meinen eignen Untersuchungen treten bei *Lacerta vivipara* die ersten Vorbereitungsstadien zur Bildung eines Parietalnerven sehr früh hervor. Nachdem das Parietalauge von der primären Ausstülpung vollständig abgeschnürt wird, stellt es, wie gesagt, eine allseitig geschlossene Blase dar, welche dem Gehirndache aufliegt (Fig. 6, 7). An seiner Berührungsstelle mit der letzteren bemerkt man in der Augenwand einige Zellkerne, welche durch ihre bedeutende Größe von allen übrigen Kernen sowohl der Augen- und Epiphysen-, als auch der Gehirnwand abweichen. Diese Kerne treten auf Sagittalschnitten (Fig. 6 *Gz*) mit derselben Deutlichkeit, wie auf Querschnitten durch den Embryokopf (Fig. 7 *Gz*) hervor. Zu derselben Zeit wird die, früher so scharfe (Fig. 5), Grenze zwischen dem Auge und der Gehirnwand schwächer tingierbar und verschwindet schließlich vollständig, so daß die Zellkerne der Augenblase in das Plasma des Gehirndaches etwas hineinragen können (Fig. 7). Diese Auflösung der Membran erfolgt allerdings an einer begrenzten Stelle, welche einem Durchmesser von zwei, höchstens drei Zellkernen entspricht.

Bei den Embryonen von etwa 7 mm Länge liegt die Augenblase vom Gehirndache schon etwas entfernt (Fig. 8). In keinem einzigen Falle konnte ich aber den von Klinckowström beschriebenen Zustand beobachten, daß das Auge mit dem Gehirn ohne Verbindung bleibe. Sogar auf dem Stadium der geringsten Entfernung des Auges konstatiere ich zwischen ihm und dem Gehirndache einen kurzen Nervenstrang (Fig. 8 *Np*). Dieser Strang ist ziemlich dünn, besteht nur aus wenigen Fasern. Man kann ohne Schwierigkeit feststellen, daß die letzteren nichts andres sind als die Fortsätze der Zellen, welche die von uns schon auf dem vorhergehenden Stadium konstatierten großen Kerne tragen (Fig. 8 *Gz*). Jetzt unterscheiden sich diese Kerne von den übrigen sowohl durch ihre Größe als auch durch ihre intensivere Färbung, d. h. durch den Reichtum an Chromatin. Das Protoplasma der betreffenden Zellen wird ebenfalls dunkler, als das der benachbarten tingierbar, so daß ihre Umrisse ziemlich scharf hervortreten (Fig. 8 *Gz*). Ihrer Gestalt nach entsprechen die Zellen auf diesem Stadium den unipolaren Ganglienzellen. Sie sehen birnförmig aus und senden je einen Nervenfortsatz aus, welcher ventralwärts gerichtet wird (Fig. 8 *Np*) und in die Dorsalwand des Gehirns, in die zu dieser Zeit schon gebildete Commissura habenularis (*Ch*) eintritt. Wir sehen also, daß der Parietalnerv sich in dem Moment zu bilden anfängt, wenn das Auge sich vom Gehirn lostrennt, und zwar entsteht er in Form von Neuriten, welche vom Auge bzw. von den Ganglienzellen desselben centripetal in das Gehirn wachsen.

Der Frage über die Genese der Nervenfasern wird in der letzteren Zeit besonders viel Aufmerksamkeit gewidmet. Von beiden diesbezüglichen Haupttheorien, der sogenannten Zellkettenhypothese, welche zuerst von Th. Schwann aufgestellt und nachher von A. Dohrn und A. Bethe weiter entwickelt wurde, und der Hisschen Theorie des freien Wachstums der Nervenfasern aus den Ganglienzellen (Neuroblastentheorie), gewinnt die letztere mehr und mehr einen sicheren Boden. Die Experimente R. G. Harrisons, bei welchen er das Wachstum von Neuriten direkt unter dem Mikroskop verfolgen konnte, ebenso wie die zahlreichen Beobachtungen, welche von Held in seinem Buche »Die Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren« zusammengestellt sind, sprechen dafür, daß das freie Wachstum der Nervenfasern einen, wenigstens bei Wirbeltieren, dominierenden, sogar vielleicht ausschließlich möglichen Modus der Nervenbildung darstellt. In derselben Weise erfolgt auch, wie gesagt, die Bildung des Parietalnerven bei *Lacerta*. Nur fängt hier diese Bildung auf dem Stadium an, wo die beiden, später durch den Nerv in Verbindung stehenden Gewebe sich noch in Berührung miteinander befinden. Deswegen existiert hier im Laufe der Entwicklung kein freies Nervenende, welches, nach der Beschreibung von Harrison, bei seinem Wachstum das nötige Nervencentrum durch eigenartige Bewegungen aufsuchen soll.

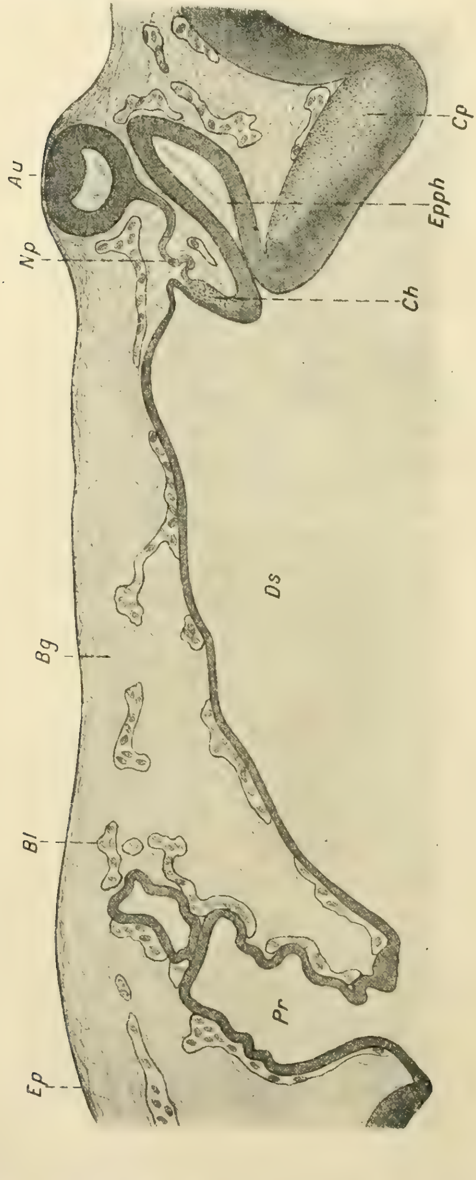
Was die von Béraneck beschriebenen Zellanhäufungen zwischen dem Parietalauge und dem Gehirndach anbetrifft, so konnte ich auf einigen meiner Schnitte durch den Kopf von *Lacerta vivipara* ähnliche Bilder ebenfalls beobachten. So erblickt man auf Fig. 9 eine an der Augenblase hängende, ventralwärts gerichtete Zellenmasse. Ein solcher Anhang hat jedoch mit dem Prozeß der Nervenbildung nichts gemeinsames. Der Parietalnerv (Fig. 9 *Np*) entspringt nicht nur von diesem Anhang, sondern auch beiderseits von demselben, von der eigentlichen Retinawand. Wir werden später von einer Modifizierung der Augengestalt sprechen, welche darin besteht, daß die Augenblase einen hohlen, nach unten gerichteten Stiel besitzt (Textfig. 8). Solche Augen trifft man sowohl im erwachsenen als auch im embryonalen Zustande. Die beigegebene Textfig. 2 zeigt eine solche Bildung auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium. An der Austrittsstelle des eben gebildeten Nervenstranges (*Np*) ist die Augenwand vom Gehirn ein wenig entfernt. Mehr oralwärts jedoch bleiben die beiden Epithelien miteinander in Berührung. Das Auge nimmt dabei eine in vertikaler Richtung verlängerte Gestalt an, und sein ventraler Teil zieht sich in einen stielförmigen Fortsatz aus. Man bekommt den Eindruck als ob die Augenblase durch irgendwelche Kraft nach oben gezogen würde, ihre untere Wand dabei aber am Gehirn festgeklebt bleibe. Die von mir oben beschriebene Zellenanhäufung (Fig. 9) stellt wohl auch einen solchen nicht vollständig ausgebildeten Augenblasenstiel dar. Ich glaube, daß »l'amas cellulaire« Béranecks (92, Fig. 6) ebenfalls in derselben Weise gedeutet werden kann.



Textfig. 2.

Lacerta vivipara. Embryo von 7 mm Länge. Sagittalschnitt. Anfangsstadium der Bildung des Parietalnerven. Vergr. 180. *Au*, Parietalauge; *Ch*, Commissura habenularis; *Cp*, Commissura posterior; ***Epph***, Epiphyse; *Np*, Parietalaugennerv.

Aus den späteren Entwicklungsstadien ist ersichtlich, daß das Parietalauge sich immer weiter vom Gehirndache entfernt. Der Parietalnerv verlängert sich dabei sehr energisch, so daß er bald einen geschlängelten Verlauf zeigt (Fig. 9, 10 Textfig. 3 *Np*). Sehr deutlich ist das bei einer etwa 14 mm langen *Lacerta muralis* zu beobachten.



Textfig. 3.

Lacerta muralis. Embryo von 14 mm Länge. Sagittalschnitt. Zwischenhirndach mit Parietalorganen. Vergr. 78. *Au*, Parietalauge; *Bg*, Bindegewebe; *Bl*, Blutgefäß; *Ch*, Commissura habenularis; *Cp*, Commissura posterior; *Ds*, Dorsalsack; *Ep*, Epidermis; *Epph*, Epiphyse; *Np*, Parietalaugennerv; *Pr*, Paraphyse.

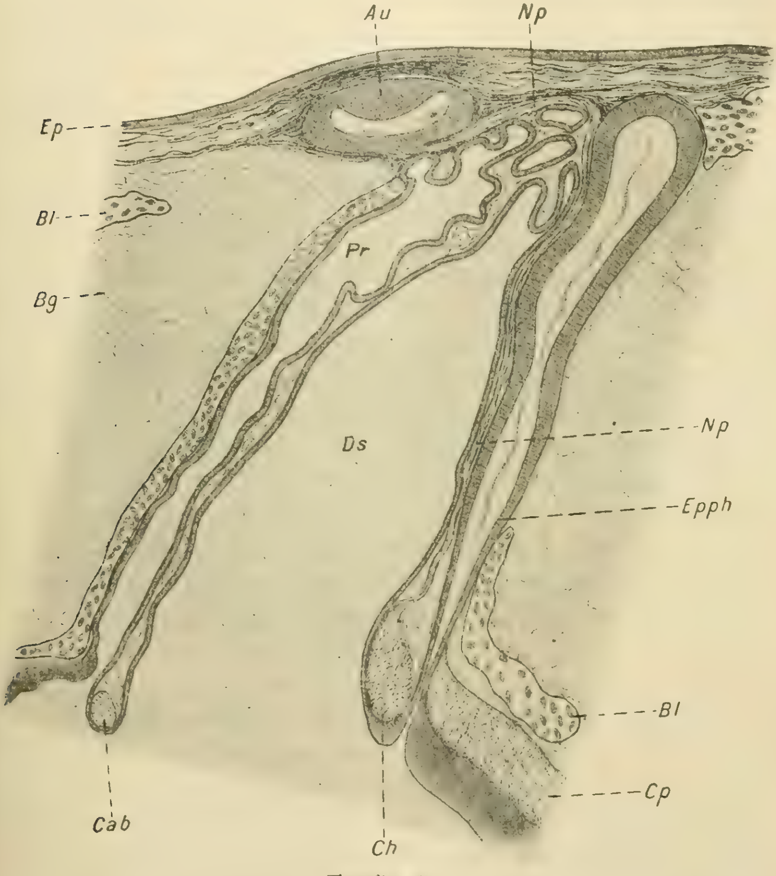
Überhaupt ist dieses Stadium (Textfig. 3) zur Demonstration der Parietalorgane nebst den ihnen benachbarten Gehirnteilen sehr geeignet. Man unterscheidet hier das Parietalauge (*Au*), welches mit der Commissura habenularis (*Ch*) durch einen dicken Nervenstrang (*Np*) verbunden wird, und die sackförmige Epiphyse (*Epph*), deren Lumen durch einen feinen Kanal mit der Gehirnhöhle kommuniziert. Innerhalb des Parietalauges und der Epiphyse befinden sich lange bzw. sternförmige verästelte Zellen, welche im Parietalauge zum Aufbau des Glaskörpers dienen. Caudalwärts von der Epiphyse liegt in der Gehirnwand die mächtig entwickelte Commissura posterior (*Cp*); oralwärts von den Parietalorganen tritt eine breite Ausstülpung des Gehirndaches hervor, der sogenannte Dorsalsack (*Ds*), und noch weiter nach vorn eine zweite Ausstülpung — die Paraphyse (*Pr*). Alle diese Organe sind hier nicht so eng aneinander gedrückt, wie auf späteren Stadien und sind deshalb auf jedem gelungenen Sagittalschnitte ohne Schwierigkeit zu erkennen.

Bei einzelnen Exemplaren von *Iguana tuberculata* beobachtete Klinckowström (94, S. 276) zwei Parietalnerven, einen rechten und einen linken. Für eine solche Angabe, die für die Beurteilung des Parietalauges als eines paarigen Organs von großer Bedeutung sein würde, konnte ich auf meinen Präparaten keine Bestätigung finden. Der oft bandförmige Parietalnerv der Embryonen von *Lacerta vivipara* und *Lacerta muralis* tritt aus dem Auge gewöhnlich in Form von einigen Strängen heraus (Fig. 9 *Np*). Seine bandförmige Gestalt lernt man am besten durch das Vergleichen von Quer- (Fig. 9) und von Sagittalschnitten (Fig. 10) kennen. Beim Eintritt in die Commissura habenularis biegen sich die sämtlichen Einzelstränge des Parietalnerven nach rechts (Fig. 9), ziehen also zum rechten Ganglion habenulae. Auch die Eintrittsstelle des Nerven in die Commissura liegt nicht genau median, sondern ist etwas nach rechts verschoben (Fig. 9). Das von mir beobachtete Bild entspricht dem typischen Verhalten des Parietalnerven bei *Iguana tuberculata*, wo er nach Klinckowström (94, S. 276) vom rechten Ganglion habenulae entspringt. Die Untersuchungen Dendys über die Entwicklung des Parietalauges von *Sphenodon* haben ihn dagegen zur Vermutung geführt, "that the nerve is connected with the left ganglion habenulae" (99, S. 132). Ich halte ein genaueres Studium der Verhältnisse bei *Sphenodon* für nötig, um die Frage, ob das Parietalauge bei verschiedenen Reptilien von entgegengesetzten Gehirnseiten innerviert wird, mit Sicherheit zu entscheiden.

In seiner weiteren Entwicklung verschiebt sich der Parietalnerv noch mehr nach rechts. Die Figuren 12—15 zeigen die vier aufeinander folgenden Querschnitte durch einen etwa 15 mm langen Embryo von *Lacerta vivipara*. Die Richtungen dieser Schnitte sind an der Figur 11 mit Pfeilen *a, b, c, d* bezeichnet. Aus Fig. 12 ist ersichtlich, daß die beiden Ganglia habenulae (*Gnh*) fast eine und dieselbe Größe besitzen. Der nächste Schnitt (Fig. 13) zeigt die längsgeschnittene Commissura habenularis (*Ch*), von deren rechter Seite einige Fasern nach oben, zur Bildung des Parietalnerven (*Np*), ziehen. Ein Stück dieses Nerven erscheint auf Fig. 14 (*Np*), wo er zwischen dem Dorsalsack (*Ds*) und der Epiphyse (*Epph*) an der rechten Seite der letzteren liegt. Schließlich sehen wir auf Fig. 15, wie der Parietalnerv (*Np*) vom Auge entspringt und wie er in seinem weiteren Verlauf an der rechten Epiphysenseite in einen sehr innigen Zusammenhang mit ihr treten kann (Np^1). Er liegt hier nämlich oft in einer Einbuchtung der Epiphysenwand und wird deshalb ohne Anwendung von besonders differenten Färbungen kaum bemerkbar.

Auf späteren Stadien rücken die Ausstülpungen des Zwischenhirndaches, d. h. die Epiphyse (Textfig. 4 *Epph*), der Dorsalsack (*Ds*) und die Paraphyse (*Pr*) immer näher aneinander, so daß sie schließlich das Aussehen einer gemeinsamen Masse erhalten. Das Parietalauge verschiebt sich inzwischen nach vorn (Textfig. 4 *Au*), und der Parietalnerv (*Np*) zieht jetzt von ihm zuerst eine Strecke lang caudalwärts und biegt sich nach unten erst, nachdem er die vordere Epiphysenseite erreicht. Auf diesem Stadium ist der ganze Verlauf des Parietalnerven nicht mehr so leicht zu verfolgen. Im erwachsenen Zustande, wo der Parietalnerv noch dünner wird und wo er zwischen zahlreichen Verzweigungen der Epiphyse, des Dorsalsackes, der Paraphyse und der Blutgefäße liegt (Fig. 25), wird er noch schwieriger nachweisbar.

Der wachsende Parietalnerv trägt an seiner Oberfläche (Fig. 9, 10), manchmal auch zwischen den einzelnen Nervenfasern (Fig. 16, 22) besondere, meistens abgeplattete Kerne (*Nk*). Auf den Präparaten, wo die Bindegewebszellen electiv gefärbt werden, wo ihre Kerne also von einer Lage des dunklen Plasmas umgeben erscheinen (Fig. 9, 10, 22), kann man leicht feststellen, daß die oben erwähnten Kerne dem Bindegewebe nicht angehören. Das dunkelgefärbte Protoplasma fehlt ihnen nämlich vollständig. Das sind wohl die Zellkerne der Schwannschen Scheide. Auf manchen Schnitten erblickt man, daß diese Kerne an der Austrittsstelle des Nerven aus dem Auge besonders zahlreich sind (Fig. 22 *Nk*). Der letztere Umstand legt mir den Gedanken nahe, daß die Neurilemmzellen ectodermaler Herkunft sind und parallel mit dem Wachstum der Nervenfortsätze der Ganglienzellen aus der Augenblasenwand herausgestoßen werden. Eine ähnliche Auffassung (wie ich es schon nach dem Abschluß meiner Untersuchung erfahren habe) vertritt auch Held (09), nach welchem das Neurilemm aus Gliazellen gebildet wird. Die Neurilemmzellen des Parietalnerven können sich auf caryokinetischem Wege vermehren, wie es aus Fig. 23 (*Nk*) ersichtlich ist.



Textfig. 4.

Lacerta muralis. Embryo von 25 mm Länge. Sagittalschnitt. Zwischenhirndach mit Parietalorganen. Vergr. 78. *Cab*, Commissura aberrans. Übrige Bezeichnungen wie in Textfig. 3.

Auf dem Stadium, wo der Parietalnerv eine gewisse Länge erreicht hat, sammeln sich zahlreiche Bindegewebszellen sowohl an der Peripherie der Augenblase als auch in der Umgebung des Nervenstranges (Fig. 10). Aus diesen Zellen entstehen später die bindegewebige Hülle des Parietalauges und das Perineurium des Parietalnerven. Die beiden Hüllen setzen sich in die Dura mater cerebralis fort.

4. Die Differenzierung der Augenelemente.

a. Die Linse.

Die dorsale Wand des Parietalauges wird sofort nach der Abschnürung der Augenblase von der primären Gehirnausstülpung linsenförmig verdickt. Bei der Betrachtung der erwachsenen Parietalaugen werden wir Fälle kennen lernen, wo die Linse eine unverdickte, planparallele Platte darstellt. In den Augen der jüngeren Embryonen konnte ich nie eine solche Erscheinung beobachten. Die Linse ist hier stets mehr oder weniger bikonvex. Die Verdickung wird dadurch erreicht, daß die Linsenzellen sehr stark in die Länge wachsen und auf diese Weise eine fadenförmige Gestalt annehmen. Das Epithel bleibt dabei einschichtig, obgleich die Zellkerne sich in mehrere Reihen orientieren. Nicht alle Linsenzellen behalten jedoch ihre primitive faden- bzw. spindelförmige Gestalt. Einige von ihnen verkürzen sich und runden sich ab. Solche Zellen liegen, einzeln oder in Gruppen vereinigt, gewöhnlich am äußeren Rande der Linse (Fig. 16 *Ln*).

Auf jüngeren Stadien (Fig. 7, 9, 10, 16) kann man keine scharfe Grenze zwischen der Linse und der übrigen Blasenwand bemerken. Eine solche Grenze erscheint nur bei etwa 20—25 mm langen Embryonen von *Lacerta muralis*, wo die Retina sich schon zu differenzieren beginnt und mit Pigment versehen wird (Fig. 22, 23).

b. Die Retina.

Während der Anfangsstadien der Linsenbildung behält die übrige Wand der Parietalaugenblase ihren primitiven Bau. Die sämtlichen Zellen dieser Wand sind einander ähnlich, mit Ausnahme nur der obenerwähnten Ganglienzellen, welche sich sofort nach der Abschnürung der Augenblase differenzieren. Ein Haufen dieser Ganglienzellen liegt zuerst an der Ursprungsstelle des Parietalnerven (Fig. 8 *Gz*). In der späteren Retinawand trifft man dabei noch keine Spur der Nervenfasern. Erst bei weiterer Entwicklung der Augenblase werden die Ganglienzellen in der ganzen Retinawand eingekeilt. Die Fortsätze dieser Zellen bilden außerhalb der Retina eine feine Nervenfaserschicht (Fig. 15). Die Differenzierung der Retinaelemente beginnt zuerst in den der Linse am nächsten liegenden Regionen. Bei etwa 15 mm langen Embryonen (Fig. 15) unterscheidet man in den Seitenwänden der Augenblase schon mit schwächeren Vergrößerungen drei Lagen. Die äußerste besteht aus einer Reihe von meistens kugeligen Zellkernen, die zweite aus einem Geflecht von Nervenfasern und die dritte aus dicht aneinander gedrängten Zellen, deren ovale Kerne in zwei Reihen liegen. Die dem Augenlumen zugewendete Fläche dieser Zellen ist mit cilienartigen Fortsätzen bedeckt.

Auf einem weiteren Stadium (Embryo von etwa 20 mm Länge) findet man (Fig. 22), daß die Differenzierung der Retinaelemente in den seitlichen Partien der Augenblase schon vollzogen ist. Die Pigmentbildung, ebenso wie der ganze Differenzierungsprozeß der Retina, beginnt in der nächsten Umgebung der Linse (Fig. 22 *P*), und von dort schreitet sie allmählich zu der Austrittsstelle des Nerven aus dem Auge. Dementsprechend sehen wir in allen jüngeren (Fig. 22, 23) und auch in manchen erwachsenen Parietalaugen (Fig. 39), daß die der Linse unmittelbar anliegenden Retinateile besonders pigmentreich werden.

Das Pigment wird (Fig. 22 *P*) von denjenigen Zellen (*Pz*) gebildet, deren Kerne in der äußersten Lage der Augenwand liegen. Diese Zellen, wie wir bei der Betrachtung der erwachsenen Augen genauer erfahren werden, durchsetzen die ganze Dicke der Blasenwand. Daher sehen wir auf Fig. 22, daß die in Pigmentzellen gelegenen, aus dunkelbraunen bis schwarzen Pigmentkörnchen bestehenden Streifen von der äußeren bis zur inneren Retinawandfläche ziehen, wobei sie die obenerwähnte Nervenfaserschicht (*N*) durchbrechen.

Diese letztere Schicht (Fig. 22 *N*) stammt nicht, wie der Parietalnerv, ausschließlich von Ganglienzellen. Aus der Tatsache, daß die Bildung dieser Schicht in der Nähe der Linse beginnt, wo zu dieser Zeit noch keine Ganglienzellen vorhanden sind, schließe ich, daß die Schicht aus proximalen Fortsätzen der eben differenzierten Sehzellen bestehen soll. Auf Fig. 22 kann man in den seitlichen Regionen der Augenwand die Sehzellen (*Rz*) von den Pigmentzellen leicht unterscheiden. Sie sind dunkler tingierbar und treten in Form von schmalen, nur in ihren kerntragenden Teilen angeschwollenen Streifen auf. Ihre distalen Enden sind, wie früher, mit cilienartigen Bildungen besetzt. Den Pigmentzellen fehlen die letzteren auf dem betreffenden Stadium vollständig.

Die Differenzierung der seitlichen Retinateile besteht also darin, daß einige Zellen in ihrem Protoplasma Pigment erzeugen, andre, die Sehzellen, sich verkürzen und Nervenfortsätze bilden, welche sich zu einer Nervenfaserschicht vereinigen. In ventraler Region der Augenblase geschieht die Differenzierung der Elemente etwas anders. Hier schieben sich nämlich die kerntragenden Teile einiger Zellen durch den oben erwähnten, von Ganglienzellfortsätzen gebildeten Nervenplexus nach außen. Auf diese Weise erhält auch die ventrale Augenwand einen für die erwachsene Retina typischen Charakter. Die äußere Lage besteht hier aus Pigmentzellkernen, die mittlere — aus Nervenfasern und die innere — aus Sehzellen und kernlosen Partien der Pigmentzellen. Die an den distalen Enden der Sehzellen wachsenden Nervenfortsätze verlaufen jetzt in der Nervenfaserschicht zusammen mit den Neuriten der Ganglienzellen. Wir sehen also, daß im Parietalauge die zwei Nervenfaserlagen einander entgegenwachsen, die Lage der Ganglienzellfortsätze peripheriewärts und die der Sehzellfortsätze centralwärts, und daß schließlich die beiden Lagen sich miteinander vermischen. Fig. 23 stellt ein Bild dar, wo die Differenzierung der Retina schon beinah bis zur Austrittsstelle des Parietalnerven fortgeschritten ist.

Zu dieser Zeit wird die früher kaum sichtbare äußere Basalmembran der Retina viel deutlicher ausgesprochen (Fig. 22, 23).

c. Der Glaskörper.

Die histogenetischen Untersuchungen über das Parietalauge sind bis jetzt ziemlich mangelhaft. Wir finden in der Literatur keine genauere Angaben sowohl über den Differenzierungsprozeß der Retina als auch über die Bildung des Glaskörpers. Die erste Anlage des letzteren tritt bei *Lacerta muralis* auf sehr frühen Entwicklungsstadien hervor. Bei einem etwa 6 mm langen Embryo (Fig. 6) trifft man im Innern der Augenblase gewöhnlich eine bis zwei sternförmige Zellen mit langen verzweigten Fortsätzen (*Gkz*).

Diese Zellen, oder wenigstens ihre Kerne, sind auch von früheren Autoren beobachtet worden. In bezug auf ihre Herkunft bemerkt Dendy folgendes: “This nuclei . . . . appear to me to be thrown off from the surrounding walls . . . . They are possibly identical with the smaller nuclei noticed above in the interior of the lens, and which also occur in the ventral wall of the eye, and perhaps in the wall of the stalk, but I have not sufficient evidence to decide this point” (99, p. 119). Dendy vermutet, daß die betreffenden Zellen aus Ectoderm stammen.

Eine ähnliche Angabe finden wir auch in der Arbeit Studničkas (05, S. 151). Dieser Autor beschreibt im Parietalauge von *Pseudopus Pallasii* ein »feines Syncytium (oder ein syncytiales Gewebe), das jedenfalls an vielen Stellen mit den Zellen der Retina und der Linse innig zusammenhängt und wahrscheinlich von diesen Schichten gebildet wird«.

Meine eignen Untersuchungen zeigen, daß die verästelten Zellen des Glaskörpers wenigstens zum Teil mesodermalen Ursprunges sein sollen. Sie stellen nämlich die durch die Augenwand in das Augenlumen eingewanderten Bindegewebszellen dar. Im Parietalauge von *Lacerta vivipara*, wo die Glaskörperbildung viel später als bei *Lacerta muralis* erfolgt, kann man den Prozeß der Einwanderung von Bindegewebszellen in die Augenwand leicht verfolgen. Auf Fig. 10 ist ein genau durch die Mitte des Parietalauges geführter Schnitt abgebildet. Die äußere Grenze der Augenwand tritt hier ganz scharf hervor. An der Oberfläche dieser Wand sieht man zwei Bindegewebszellen (*Bgz*), welche zu einer Hälfte außerhalb, zur andern innerhalb der Augenwand liegen. Der freiliegende Teil einer solchen Zelle behält noch den bindegewebigen Charakter und hängt mittels seiner Fortsätze mit andern Bindegewebszellen zusammen. Der in das Auge eingetretene Teil verliert schon diesen Charakter, so daß eine solche Bindegewebszelle, wenn sie sich in der Augenwand befindet, von den übrigen Zellen dieser Wand kaum zu unterscheiden ist.

Derselbe Prozeß erfolgt auch bei *Lacerta muralis*, jedoch auf einem früheren Stadium. Bei den Embryonen dagegen, bei welchen der Parietalnerv schon gebildet wird, kann man die Fortsetzung dieses Prozesses, nämlich das Herausstoßen der Zellen aus der Augenwand in das Augenlumen, konstatieren. Auf Fig. 17 sieht man ein Stück der noch nicht differenzierten Augenwand (*Auw*), aus welcher eine Zelle, vermutlich eine der oben besprochenen Bindegewebszellen, zum Teil herausgetreten ist. Die Hauptmasse ihres Plasmas (*Gkz*) nebst dem Zellkern liegt schon im Augenlumen und fängt an Ausläufer zu bilden. Nur ein kleiner Rest ihres Leibes befindet sich noch zwischen den Zellen des Augenepithels. Fig. 18 stellt eine aus der Augenwand fast vollständig ausgestoßene Zelle (*Gkz*) dar. Diese Zelle ist sehr stark in die Länge ausgezogen und scheint mit dem Epithel der Augenwand (*Auw*) nur durch ihr feines Ende verbunden zu sein. Ebensolche, auf Fig. 16 und 22 abgebildete Zellen (*Gkz*) sind schon mit verzweigten Ausläufern versehen.

Nicht alle aus dem Bindegewebe in die Augenwand eingetretene Zellen dienen zum Aufbau des Glaskörpers. Ich werde später zeigen, daß solche Zellen auch in einer erwachsenen Retina, obgleich ausnahmsweise, vorkommen können.

Im Gegensatz zu der oben angeführten Vermutung DENDYS möchte ich bemerken, daß die Linse, deren Zellen, wie gesagt, sich schon auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium spezifizieren, für das

Corpus vitreum wohl keine Zellelemente liefert. Die letzteren treten also nur aus nicht differenzierten Regionen der Blasenwand, d. h. aus der späteren Retina heraus.

Im Aufbau des Glaskörpers eines erwachsenen Parietalauges nehmen neben den Zellen noch zwei weitere Elemente teil. Das sind erstens die von der Augenwand entspringenden Zellfortsätze und zweitens eine körnige, den freien Raum in der Augenblase ausfüllende Masse. Die fadenförmigen Fortsätze entspringen nur von den Seh- und den Linsenzellen; den Pigmentzellen fehlen sie vollständig. Die Anlagen dieser Fortsätze haben wir in dem cilienartigen Besatz der jungen Augenzellen kennen gelernt.

Was die körnige Substanz anbetrifft, so halte ich sie für eine beim Fixieren geronnene Flüssigkeit. Sie kommt in einer geringen Menge, in Form von unregelmäßigen Netzen und Klumpen, schon in ganz jungen Augen, sogar in der primären Ausstülpung (Fig. 4) vor. Man findet solche Substanz auch in der Epiphyse und in der Gehirnhöhle (Fig. 5, 7), wo sie ebenfalls als koagulierte Gehirnflüssigkeit aufzufassen ist. Im wachsenden Parietalauge wird die Glaskörperflüssigkeit, wie es scheint, sowohl von der Linse als auch von der Retinawand ausgeschieden.

III. Die Histologie des erwachsenen Parietalauges.

Das Parietalauge stellt, wie bekannt, eine einschichtige Blase dar, welche als Ausstülpung der Gehirnwand gebildet wird. Es entspricht in dieser Hinsicht der primären Blase des Seitenauges von Vertebraten. Vom fertigen Seitenauge, d. h. von der sekundären Augenblase, unterscheidet es sich histologisch durch folgende Hauptmerkmale: erstens durch seine Einschichtigkeit und zweitens dadurch, daß die distalen Enden seiner Sehzellen dem in das Auge eintretenden Lichte zugewendet werden. Dieser Lage seiner Retinaelemente nach soll das Parietalauge also konvertiert genannt werden, zum Unterschied von den invertierten Seitenaugen, in welchen die lichtrezipierenden Zellenden von Lichtstrahlen abgewendet liegen[1].

Ehe ich jetzt zur genaueren Beschreibung der Histologie übergehe, möchte ich die äußere Gestalt des Parietalauges kurz schildern. Diese

---

[1] Nach der älteren Terminologie stellt man den »invertierten« Augen die »vertierten« gegenüber. Vor kurzem hat aber Widmann (08, S. 264) auf die Unbequemlichkeit des letzteren Ausdruckes hingewiesen und ihn durch das Wort »konvertiert« zu ersetzen vorgeschlagen.

Gestalt kann sehr mannigfaltig sein; sie variiert nicht nur bei verschiedenen Reptiliengattungen und Arten, sondern auch bei verschiedenen Exemplaren einer und derselben Art. STUDNIČKA (05, S. 134, 5) unterscheidet bei Sauriern folgende Formen der Parietalaugen: 1) birnförmige oder umgekehrt kegelförmige, 2) dorsoventral verlängerte oder ovoide, 3) kugelförmige oder halbkugelförmige, 4) abgeflachte linsenförmige, 5) abgeflachte mit der nach innen eingestülpten unteren Wand, 6) abgeflachte und in der sagittalen Richtung verlängerte. Bei verschiedenen, von mir untersuchten jungen und erwachsenen Exemplaren von *Lacerta muralis*, *Lacerta agilis* und *Lacerta vivipara* kann ich die erste (Textfig. 2), zweite (Fig. 47), dritte (Fig. 31), vierte (Fig. 39) und sechste (Textfig. 10) Gestalt des Parietalauges konstatieren. Abgesehen davon beobachtete ich noch Augen mit stielartigen, dem sogenannten Atrium des Pinealauges von *Petromyzon* entsprechenden, ventralen Zipfeln (Textfig. 8)[1]. Weiter habe ich ein Parietalauge gesehen, dessen obere Linsenfläche mit einer longitudinalen Furche versehen wurde (Textfig. 9).

Der histologische Bau dieser sämtlichen verschieden gestalteten Parietalaugen ist allerdings ein und derselbe. Nur in den dünneren Wänden des Zipfels (Textfig. 8) erscheinen die Retinaelemente manchmal nicht ganz typisch angeordnet.

Die Wand der Parietalaugenblase zerfällt, wie es schon bei der Besprechung der Entwicklungsgeschichte auseinander gesetzt wurde, in zwei verschiedenartig aussehende Teile: in einen dorsalen, welcher bikonvex (Fig. 39) oder planparallel (Fig. 31) sein kann, wobei er im letzteren Falle eigentlich nicht als Linse, sondern als Pellucida bezeichnet werden soll, und in einen ventralen und seitlichen, die Retina. Die Linse bzw. die Pellucida wird in den funktionsfähigen Augen entweder ganz durchsichtig (Fig. 31) oder mit einer geringen Menge Pigment versehen (Fig. 39). Die Retina ist gewöhnlich mehr weniger stark pigmentiert. Die Pigmentmenge in der Retina variiert bei verschiedenen Arten und ist außerdem von der Lebensweise abhängig. So konnte ich beobachten, daß sie bei den längere Zeit in Gefangenschaft gebliebenen Eidechsen viel größer als bei den eben gefangenen war.

Das Innere der Augenblase wird von einem Corpus vitreum ausgefüllt. Irgendwelchen direkten Zusammenhang zwischen diesem Glaskörper und dem das Auge umgebenden Bindegewebe konnte ich weder im Laufe der Entwicklung noch im erwachsenen Zustande konstatieren. Die Angabe Leydigs über das Vorhandensein einer Spalte zwischen der Retina und der Linse (90, Fig. 21, 22, 66; 96, Fig. 19) beruht also wohl auf einem schlechten Fixierungszustande seines Untersuchungsmaterials. Auf meinen schlechteren Schnittserien sehe ich auch nicht selten Risse, welche beim Schneiden künstlich hervorgerufen werden. Gerade an der Grenze zwischen der Linse und der Retina wird die Augenwand etwas dünner (Fig. 39), dementsprechend sind an dieser Stelle die Risse besonders häufig.

---

[1] Der Nervenstrang entspringt jedoch bei diesen Parietalaugen nicht vom Ende des Zipfels, wie bei *Petromyzon*, sondern von der eigentlichen Blasenwand an der Basis des Zipfels.

1. Die Retina.

Die ersten genaueren histologischen Beschreibungen der Retina des Parietalauges von Reptilien finden wir in den Arbeiten de Graafs und Spencers. Der erste Autor unterscheidet in der Retina von *Anguis fragilis* von innen nach außen folgende vier Lagen: 1) »eine Lage sehr langer schmaler Cylinderzellen, deren basaler Teil von tief schwarzem Pigment vollständig verhüllt wird«; 2) »eine Zellenlage mit runden großen Kernen«; 3) »eine fein granulierte Grundsubstanz«; 4) eine Zellenschicht mit großen Kernen (86, S. 193). In der Arbeit de Graafs fehlt jedoch jeder Hinweis auf irgendwelche Beziehung der genannten Retinalagen zueinander.

Spencer versucht eine solche Beziehung zu verfolgen, doch auch ihm gelingt es nur teilweise. Im Parietalauge von *Hatteria punctata*, welches, wie ich hier bemerken möchte, für die histologischen Untersuchungen wohl am geeignetsten ist, beschreibt Spencer (87, S. 178, 179) folgende Retinaelemente: 1) Eine innere Lage "of rod-like bodies enveloped in deep pigment". 2) "A double and, in parts, triple row of spherical nucleated elements, which appear to be connected by processes, on the one hand with the rods, and on the other with the layers external to them". 3) Eine äußerlich von den sphärischen Elementen gelegene dünne Schicht einer fein granulierten Substanz — "molecular layer". 4) "A layer of nucleated spherical elements lying close to the molecular layer, and distinguished from those on the inner side by their greater size". 5) "A layer of cone-shaped bodies in which no nuclei can be detected." 6) Zwischen den Basalteilen der kegelförmigen Körper "a series of spindle-shaped elements with nuclei".

Diese beiden einander ähnlichen Schemata haben ihre Geltung auch bis zur letzteren Zeit bewahrt und wurden durch spätere Untersuchungen nur in wenigen Punkten modifiziert. So haben Strahl und Martin (88, S. 161) darauf hingewiesen, daß die molekuläre Schicht

Spencers nichts andres als ein Geflecht der in das Auge eingetretenen Fasern des Parietalnerven darstellt. Weiter zeigte Hoffmann (90, S. 1985, 6), daß die zwei ersteren Retinalagen Spencers aus einer Reihe von langgestreckten Zellen bestehen, deren proximale Enden Kerne enthalten und deren distale cylinderförmige Partien stark pigmentiert werden. Hoffmann unterscheidet also in der Retina von *Hatteria*, *Pseudopus Pallasii* und *Anguis fragilis* nur drei Schichten: 1) stäbchenförmige Cylinderzellen, 2) große runde, »in einer feinkörnigen Grundsubstanz« eingebettete Kerne, und 3) außen kegelförmige oder birnförmige Zellen mit Fortsätzen, welche mit den Zellen der ersten Schicht in eine Verbindung zu treten scheinen.

Die Angabe Leydigs (96, S. 262), daß im Parietalauge von *Iguana*, *Lacerta* und *Anguis* nur zwei Retinaelemente vorhanden sind, nämlich Palisadenzellen und plasmaarme Zellen, welche beide miteinander »durch Ausläufer netzig zusammenhängen und auf diese Weise die sogenannte molekuläre Schicht« andrer Autoren bilden, hat in der späteren Literatur keine Bestätigung gefunden.

Die Mängelhaftigkeit an genaueren histologischen Kenntnissen über die Retina des Reptilienparietalauges wurde von Studnička (05, S. 140) mit folgenden Worten charakterisiert: »Über die Verbindung der Elemente der Retina untereinander und mit den Fasern des Parietalnerven ist bisher nichts Bestimmtes bekannt.«

In meiner Mitteilung über das Parietalauge von *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis* (07) habe ich eine von der früheren ganz abweichende Auffassung des Retinabaues vorgeschlagen. Ich war imstande, die Gestalt der einzelnen Zellelemente der Retina festzustellen, wodurch auch die physiologische Bedeutung dieser Elemente aufgeklärt werden konnte.

Meine Angaben über die Histologie der Retina wurden seitdem von Schmidt zuerst für *Lacerta agilis* (08) und später auch für mehrere andre von ihm untersuchte Reptilienformen (09, S. 420, 1) bestätigt. Ich selbst konnte mich von der Richtigkeit meiner früheren Beschreibung beim Studium des Parietalauges von andern *Lacerta*-Arten, ebenso wie von *Pseudopus Pallasii* überzeugen. In nachfolgenden Zeilen soll jedoch meine frühere Beschreibung mit manchen Einzelheiten vervollständigt werden.

Die Retina enthält beständig drei Zellarten: Sehzellen, Pigmentzellen und Ganglienzellen. In einigen Parietalaugen gesellt sich dazu noch eine geringe Anzahl von kleinen Bindegewebszellen, welche jedoch, wenigstens in den von mir untersuchten Augen, ein nur zufälliges Element der Retina darstellen.

a. Die Sehzellen.

Diejenigen Zellen, welche ihrem Bau nach als lichtperzipierende Elemente des Parietalauges aufzufassen sind, besitzen eine bedeutende Länge und sind vollständig pigmentlos. In der Retina von *Lacerta agilis* sind sie etwas kürzer, dicker und liegen in weiteren Abständen voneinander (Fig. 32, 33 *Rz*) als in der Retina von *Anguis fragilis* (Fig. 41 *Rz*), wo sie fadenartig aussehen. Auf Querschnitten (Fig. 36, 37) erscheinen sie polygonal (*Rz*) und voneinander, ebenso wie von den zwischen ihnen gelegenen Pigmentzellen (*P*) ziemlich scharf abgegrenzt. In ihren proximalen angeschwollenen Partien enthalten sie meistens ovale, seltener kugelige Kerne. Im achromatischen Netze der letzteren findet man außer einer ziemlich dichten Masse von Chromatinkörnchen ein bzw. zwei kugelige Kernkörperchen. Dort, wo die Entfernung der Sehzellen voneinander geringer ist als der Durchmesser eines Kernes, werden die letzteren in zwei bis drei Reihen angeordnet. Eine solche Anordnung der Zellkerne ist bei *Anguis fragilis* (Fig. 39, 41) in der ganzen Retina, bei *Lacerta agilis* (Fig. 31—33) nur stellenweise zu beobachten.

Die angeschwollenen proximalen Enden der Sehzellen gehen in je einen Nervenfortsatz über (Fig. 32, 33); diese Fortsätze biegen sich um einen rechten Winkel und verlaufen in der außerhalb der Sehzellenlage ausgebreiteten Nervenfaserschicht (*N*). Die Sehzellen durchsetzen also nicht die ganze Dicke der Augenblasenwand. Ihre Länge beträgt bei *Lacerta agilis* etwa $^2/_3$, bei *Anguis fragilis* etwa $^3/_4$ dieser Dicke.

Das Protoplasma der Sehzellen (Fig. 32 *Rz*) ist dunkler tingierbar als das der Pigmentzellen (Fig. 32 *Pz*). Es zeigt eine mehr oder weniger deutliche längsgestreifte Struktur. Nach einer geeigneten Behandlung der Schnitte und bei den stärksten Vergrößerungen jedoch kann man (Fig. 48, 49 *Rz*) zwischen den einzelnen Plasmafäserchen feine Querverbindungen bemerken, welche der Struktur ein netziges Aussehen verleihen. Das Bild entspricht hier im allgemeinen der Wabenstruktur Bütschlis, und die Längsstreifung kann durch die verlängerte Gestalt der einzelnen Waben und ihre Anordnung in Reihen erklärt werden.

Die distalen Teile der Sehzellen scheinen auf einigen Retinastellen trichterförmig ausgebreitet zu sein (Fig. 33, 48 *Rz*). Doch kann dies Verhalten davon herrühren, daß die Zellen bei der Fixierung etwas geschrumpft waren und nur ihre distalen, an der inneren Grenzmembran festgehefteten Enden ihre ursprüngliche Breite behielten. Die Membrana limitans interna, welche die äußere Fläche der Sehzellen und der, zwischen den letzteren liegenden Pigmentzellen bedeckt, ist wohl als ein cuticuläres Ausscheidungsprodukt dieser beiden Zellarten aufzufassen. Auf gut gefärbten Schnitten tritt sie gewöhnlich in Form einer feinen dunklen Linie hervor (Fig. 33, 41).

An ihren distalen Enden tragen die Sehzellen besondere Fortsätze, welche im Vergleich mit dem Zellplasma eine etwas abweichende Färbungsreaktion zeigen. Auf den nach MALLORY behandelten Präparaten erscheinen nämlich die Sehzellen rötlichviolett (Fig. 32, 33, 41 *Rz*), deren Fortsätze dagegen bläulichviolett und etwas dunkler (Fig. 32, 33, 41 *Rzf*) gefärbt. Diese in den Glaskörper hineinragenden Fortsätze sind an den mittleren Regionen der Retina sehr kurz (Fig. 31, 39) und senkrecht zu der Retinaoberfläche gerichtet. An den seitlichen Regionen erreichen sie eine mächtige Länge, welche bei *Anguis fragilis* (Fig. 39) sogar die Länge der Sehzellen bedeutend übertrifft. Hier entspringen sie von der Retina unter einem mehr oder weniger scharfen Winkel, ihre distalen Teile verlaufen oft parallel mit der Retinafläche (Fig. 39). Die Gestalt der Fortsätze kann äußerst mannigfaltig sein. Einige davon sind cylinderförmig (Fig. 33 *Rzf*), andre kegelartig (Fig. 32, 33, 48, 49) und noch weitere in ihrer Mitte x-förmig zusammengeschnürt (Fig. 48 rechts).

Bei stärkeren Vergrößerungen zeigen die Fortsätze auf Längsschnitten einen faserigen Bau, welcher wohl darauf hindeutet, daß sie aus feinen, cilienartigen Fibrillen aufgebaut sind. In einigen Fortsätzen scheinen solche Fibrillen verschiedener Länge zu sein, so daß die distalen Enden der Fortsätze immer dünner werden und schließlich nur aus einer einzigen Fibrille bestehen (Fig. 32, 48). Die Ähnlichkeit der beschriebenen Fortsätze mit Cilien wird auch aus dem Vorhandensein an ihren Ursprungsstellen von stark färbbaren, spindelförmigen Basalkörperchen (Fig. 48, 49 *bk*) ersichtlich. Bei der Betrachtung der Querschnitte durch solche Fortsätze kann man ebenfalls bemerken, daß ihre proximalen bzw. basalen Partien aus einzelnen dicht aneinander gedrängten Fibrillen bestehen (Fig. 38 links). Mehr distalwärts erscheinen die Fortsätze oft in einzelne Fibrillen zersplittert (Fig. 38 in der Mitte), und ihre distalen Enden schließlich bestehen meistens nur aus je einer einzigen Fibrille (Fig. 38 rechts). Die distalen Fortsatzenden hängen mit dem das Augenlumen ausfüllenden protoplasmatischen Netz, von welchem später die Rede sein wird, zusammen.

Bei der Besprechung der Entwicklungsgeschichte des Parietalauges haben wir darauf aufmerksam gemacht, daß die Zellen der Augenblasenwand schon auf jungen Stadien mit cilien- bzw. haarähnlichen Bildungen besetzt werden (Fig. 8 *Auw*). Auf einigen Präparaten sieht man ganz deutlich, daß jeder Zelle eine größere Anzahl von kurzen, äußerst feinen Härchen zugehört (Fig. 18 *Auw*). Solche Härchen sitzen auch an der Oberfläche der Epiphysenzellen (Fig. 8 *Epphw*) und, wenigstens stellenweise, an den die Gehirnhöhle bekleidenden Ependymzellen (Fig. 44). Nach der Differenzierung der Augenwandzellen in Seh- und Pigmentzellen verlieren die letzteren ihren Haarbesatz entweder vollständig oder bis auf kaum wahrnehmbare Spuren (Fig. 48 *Pz*). Die Härchen der Sehzellen wachsen inzwischen, kleben sich zusammen und bilden auf diese Weise die oben geschilderten Fortsätze. Ein ähnlicher Prozeß erfolgt auch in der Epiphyse, wo eine Differenzierung in Sinneszellen (Fig. 20 *Sz*) und Zwischen- bzw. Pigmentzellen (Fig. 20 *Zz*) ebenfalls geschehen kann und wo in diesem Falle die Sinneszellen mit ebensolchen Fortsätzen, wie im Parietalauge versehen werden (Fig. 20 *Szf*). Ein Zusammenkleben von längeren haarähnlichen Fortsätzen einer und derselben Zelle trifft man auch an andern Stellen der Gehirnwand, wie z. B. im sogenannten Dorsalsack (Fig. 43 *Dsw*).

Das alles, nebst der Tatsache, daß ähnliche Fortsätze auch an der Oberfläche der Linsenzellen vorkommen, wo sie oft eine bedeutende Länge erreichen (Fig. 39 *Ln*, Fig. 40 *Lnzf*), überzeugt mich, daß die beschriebenen Gebilde keine specifischen Bestandteile der Sehzellen und dementsprechend keine photorezipierenden Elemente darstellen. Sie dienen vielmehr zum Anheften der im Glaskörper liegenden protoplasmatischen Netze (Fig. 31); anderseits können sie auch, dank ihrer bedeutenden Länge (Fig. 39), einen nicht geringen Teil am Aufbau des Glaskörpers nehmen.

In den Sehzellen von Parietalaugen vermochte ich überhaupt keine specifischen Sehelemente nachzuweisen, obgleich ich zum Teil mit einem tadellos fixierten und nach verschiedenen Methoden sehr different gefärbten Material arbeitete. Meine Befunde widersprechen in dieser Hinsicht den Angaben Hesses, welcher auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen über die Sehorgane der niederen Tiere zum Ergebnis gelangt, daß die »Sehzellen durch gewisse Einrichtungen gekennzeichnet sind, die ihnen allen gemeinsam sind« (08, S. 4). Die weit überwiegende Mehrzahl der Sehzellen zeigt nämlich nach diesem Autor »eine bemerkenswerte Gleichartigkeit im Aufbau: die durch den Nervenfortsatz eintretenden Neurofibrillen erleiden in der Zelle eine Umwandlung, und treten je nach ihrer Zahl als Stiftchensaum, als Stiftchenbündel oder als vereinzelte, in einem Stäbchen verlaufende Neurofibrillenenden auf. Nur in den Sehzellen der Oligochäten, also der Regenwürmer und ihrer Verwandten, und in denen der Salpen, konnten solche Bildungen nicht nachgewiesen werden; diese enthalten vielmehr vacuolenartige Gebilde, die vorläufig als Phaosomen bezeichnet werden. Sie haben vielleicht dieselbe Bedeutung wie die umgebildeten Enden der Neurofibrillen« (S. 5, 6). Alle diese specifischen Bestandteile der Sehzellen nennt Hesse »Transformatoren«, oder Vorrichtungen, welche »die Strahlen des für uns sichtbaren Lichtes in einen Plasmareiz oder spezieller in einen Nervenreiz zu verwandeln« haben (S. 6).

In meiner Arbeit über die Augen der Branchiopoden, dieser Entomostraken mit einer sehr primitiven Organisation. habe ich schon darauf hingewiesen, daß die Stiftchensäume und die ihnen benachbarten Schaltzonen Hesses, wenigstens in den von mir untersuchten Objekten, als cuticulare Ausscheidungsprodukte und Modifikationsprodukte des wabig strukturierten Protoplasmas der Sehzellen aufgefaßt werden sollen (05). Diese meine Auffassung wurde nachher auch durch das Studium des Medianauges von Ostracoden (08) bestätigt. Das Fehlen der von Hesse beschriebenen Stiftchensäume konstatiert in der neueren Zeit auch Widmann (08), welcher sowohl in invertierten als auch in konvertierten Spinnenaugen anstatt dieser Säume »nur besonders differenzierte alveoläre Bildungen des Zellplasmas« beobachtet. Das Studium des Sehorgans von *Eucalanus* hat Esterly (08) ebenfalls zum Schlusse geführt, daß die Nervenendigungen in den Sehzellen hier, im Gegensatz zur Behauptung Hesses, keine Stiftchensäume sind. “The neurofibrillae”, sagt Esterly, “are rather irregular and somewhat beaded and branched; each terminates in a club-shaped enlargement” (08, S. 50—51).

In bezug auf die sogenannten Phaosomen und Phaosphären habe ich in meinem Aufsatz über die Augen der Placophoren (07) zu zeigen versucht, daß diese Gebilde, oder wenigstens einige von ihnen, in keiner direkten Beziehung zu der Aufnahme der Lichtstrahlen stehen.

Anderseits ist uns, wie gesagt, eine Anzahl von Augen der niederen Tiere bekannt, in welchen sogar durch die neueren Untersuchungen außer den Neurofibrillen keine weiteren specifischen Bestandteile nachgewiesen wurden. Die Neurofibrillen aber sind nicht nur für Sehzellen, sondern auch für manche andern Sinneszellen (siehe z. B. Schneider 02, S. 40), ebenso wie für die Nervenzellen überhaupt, charakteristisch und können deswegen kaum als »Transformatoren« Hesses aufgefaßt werden.

In einigen primitiveren Augen, wie z. B. in denen von Branchiopoden, vermochte ich (05) neben einigen fibrillenähnlichen Gebilden keine echten Neurofibrillen zu konstatieren.

Die experimentellen Untersuchungen über die Protozoa überzeugen uns weiter, daß die Erscheinungen der Phototaxis nicht ausschließlich bei den mit Pigmentflecken versehenen Flagellaten zu treffen sind. Eine Reaktion auf die Lichtstrahlen zeigen vielmehr auch manche vollständig farblose Flagellata und Ciliata, wie z. B. *Chytridium* und *Pleuronema chrysalis* (siehe Jennings 06, S. 142).

Die lichtrezipierenden Organe scheinen also im Tierreiche viel mehr verbreitet zu sein, als man es früher vermuten konnte. Auch im Pflanzenreiche scheinen sie nicht zu fehlen. So hat Haberlandt (05) sowohl durch histologische als auch durch experimentelle Untersuchungen das Vorhandensein von augenähnlichen Organen mit einem mehr oder weniger deutlich ausgesprochenen lichtbrechenden Apparat in den Laubblättern nachgewiesen. Die photorezipierende Funktion schreibt Haberlandt in diesen Organen dem undifferenzierten Protoplasma der Epidermiszellen zu.

Die sämtlichen angeführten Tatsachen führen mich zur Vermutung, daß die Lichtaufnahme in der Retina in erster Linie nicht mit specifischen Zellstrukturen, sondern mit einem chemischen Vorgang im Protoplasma der Sehzellen verbunden wird. Auch Hesse anerkennt die Möglichkeit eines solchen Vorganges bei einigen Seeigeln, bei welchen die gesamte Haut des Körpers auf Lichtreize reagiert. Nach der Angabe v. Uexkülls befindet sich in dieser Haut »ein purpurfarbener Stoff, der sich im Lichte zersetzt und im Dunkeln neu gebildet wird«. Die Rolle dieses Stoffes scheint mit der des Sehpurpurs des menschlichen Auges identisch zu sein (Hesse 08, S. 6).

Ich möchte das Vorhandensein von besonderen Stoffen in jedem auf den Lichtreiz reagierenden Protoplasma vermuten. Solche nicht überall durch eine so intensive Farbe, wie der Sehpurpur, ausgezeichnete Stoffe erleiden bei der Lichtwirkung eine chemische Umwandlung, wodurch das Protoplasma der sie enthaltenden Zellen gereizt wird. Der Reiz wird nachdem den Nervenfasern übergeben. Die primitivsten Sehzellen der niederen Organismen besitzen außer dieser der mikroskopischen Untersuchung nicht zugänglichen Einrichtung wohl keine andern specifischen Bestandteile. In den höher differenzierten Sehzellen beobachtet man außerdem noch mancherlei charakteristische morphologische Gebilde, wie Cuticularsäume, Rhabdome, Stäbchen und Zapfen. Alle diese Gebilde sollen jedoch dazu dienen, die chemische Reaktion in den Sehzellen entweder als Behälter des auf das Licht reagierenden Stoffes oder als Apparate zur vorteilhaftesten Verteilung der Lichtstrahlen im lichtrezipierenden Protoplasma zu erleichtern. Was die von Hesse und von andern Autoren beschriebenen Fibrillen anbetrifft, deren Vorhandensein auch ich in einigen Sehzellen konstatieren konnte, so stellen sie, meiner Ansicht nach, nur die leitenden Elemente dar, durch welche der im Protoplasma der Sehzelle entstandene Reiz auf die Nervenfaser übertragen wird.

Die obigen Auseinandersetzungen scheinen mir den bisher beobachteten Tatsachen besser zu entsprechen als die Auffassung von Hesse, welcher in jeder Sehzelle das Vorhandensein von specifisch geformten Elementen vermutet. Dieser letzteren Auffassung widerspricht auch die Tatsache, daß die Sehzellen des Parietalauges von Sauriern, abgesehen von ihren Nervenfortsätzen, mit keinen besonderen, den verwandten Zellen (Linsen-, Epiphysen-, Ependymzellen) fehlenden Gebilden ausgerüstet werden.

b. Die Pigmentzellen.

Nach den Angaben einiger früherer Autoren soll das Pigment hauptsächlich in der inneren Retinalage sich befinden. Als Pigmentträger werden dabei oft unsre Sehzellen beschrieben. So spricht Spencer von einem "layer of rod-like bodies enveloped in deep pigment" (87, S. 178). Nach Hoffmann besteht die innerste Schicht der Retina aus »stark pigmentierten Gebilden, die den Stäbchen ähnlich sind« (90, S. 1985). Etwas abweichend davon ist die Angabe Leydigs. »Die Hauptmasse des Pigments«, schreibt dieser Autor, »braun in seinem Farbenton, liegt in der aus Cylinderzellen bestehenden Schicht, ohne daß jedoch alle Cylinderzellen pigmentiert sein müssen. Die Pigmentkörnchen können nicht bloß den Zellenleib erfüllen, sondern auch in die verzweigten Fäden des hinteren Endes der Zellen sich fortsetzen, wodurch diese Ausläufer alsdann sich noch deutlicher als sonst abheben« (90, S. 510).

Nach meinen eignen Untersuchungen, wie es schon oben erwähnt wurde, enthalten die Sehzellen des Parietalauges niemals Pigment. Schon bei der Betrachtung der Längsschnitte durch die Retina (Fig. 31, 32, 33, 39, 41) kann man feststellen, daß die runden braunschwarzen Pigmentkörnchen stets außerhalb der Sehzellen liegen, und zwar meistens in den distalen, fortsatzähnlichen Partien derjenigen Zellen, deren basale kerntragende Teile die äußerste Retinalage bilden (Fig. 32, 33, 41 *Pz*). Das sind Pigment- bzw. Stützzellen, welche die ganze Dicke der Retinawand von der äußeren bis zur inneren Membran durchsetzen. An diesen Zellen unterscheide ich, ebenso wie an den Sehzellen, zwei Teile: einen basalen, kegel- oder birnförmigen Teil, der nach außen von der Nervenfaserschicht (*N*) liegt, nur selten pigmentiert wird und gewöhnlich einen runden bzw. ovalen Kern enthält, und einen distalen, cylinder- bis fadenförmigen Teil, welcher durch das Netz der Nervenfasern (*N*) hindurchzieht und zwischen den Sehzellen liegt. Dieser Teil kann, entsprechend der Menge des in ihm enthaltenen Pigments mehr oder weniger angeschwollen, wenn er aber zwischen zwei naheliegenden Sehzellen verläuft, bandförmig abgeplattet werden. Bei einigen Pigmentzellen scheint dieser distale Teil verästelt zu sein. An der inneren Oberfläche der Pigmentzellen bemerke ich entweder gar keine cilienartigen Fortsätze (Fig. 33) oder kaum sichtbare Reste davon (Fig. 48). Basalkörperchen fehlen hier vollständig.

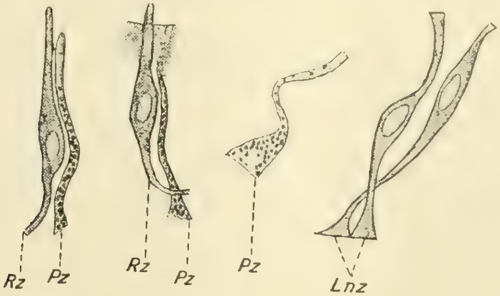
Der Zellkern liegt zuweilen nicht im basalen Teile der Pigmentzelle, sondern wird distalwärts verschoben. Er kann sich zwischen den Kernen oder sogar zwischen den cylinderförmigen Teilen der Sehzellen befinden (Fig. 41 Pz^1). Dabei nimmt er eine ovale bis stäbchenförmige Gestalt an.

Die obigen Angaben über die Pigmentzellen können auch durch das Studium der Querschnitte bestätigt werden. Auf einem solchen Schnitte durch die äußerste Lage der Retina (Fig. 34) sieht man polygonale Umrisse der kerntragenden Teile von Pigmentzellen (*Pz*), auf einem weiteren Schnitte (Fig. 35) kann man in den Maschen des Nervennetzes (*N*) kleine, runde, oft mit Pigment (*P*) versehene Querschnitte der distalen Zellteile (*Pz*) unterscheiden, und schließlich auf Querschnitten durch die äußeren Lagen der Retina sind die von Pigmentzellen besetzten Räume zwischen den Sehzellen (Fig. 36, 37 *Rz*) mehr oder weniger dicht mit Pigmentkörnchen (*P*) ausgefüllt.

Von den Sehzellen, ebenso wie von den später zu beschreibenden Ganglienzellen unterscheiden sich die Pigmentzellen erstens durch ihren Pigmentgehalt, zweitens durch eine sehr schwache Färbbarkeit ihres Protoplasmas und drittens durch eine etwas geringere Größe und Färbbarkeit ihrer Kerne. Der Kern enthält hier weniger Chromatinkörnchen als die übrigen Zellkerne der Retinawand.

Die Gestalt der Pigmentzellen, ebenso wie die der Sehzellen kann wohl am deutlichsten auf Macerationspräparaten demonstriert werden. Die nebenstehende Textfig. 5 stellt einige Zellen und Zellgruppen aus einem zerklopften Parietalauge dar. Die beiden Teile der Pigmentzellen (*Pz*) unterscheidet man hier recht gut.

Beim Vergleichen der Fig. 32 und 33 ist eine verschiedene Verteilung der Pigmentkörnchen in den Pigmentzellen nicht zu verkennen. Die Ursache dieser Erscheinung soll im experimentalen Teile der vorliegenden Arbeit besprochen werden.



Textfig. 5.

Lacerta agilis. Erwachsenes Tier. Isolierte Elemente des Parietalauges (zerklopftes Präparat). Vergr. etwa 500. *Lnz*, Linsenzellen; *Pz*, Pigmentzellen; *Rz*, Sehzellen.

c. Die Ganglienzellen und die Nervenfaserschicht.

Die ersten Zellen, welche sich in der embryonalen Retinawand differenzieren, sind die Ganglienzellen. Sie gruppieren sich, wie gesagt, zuerst an der Austrittsstelle des Parietalnerven aus der Augenblase, um sich später in der ganzen Retina zu verteilen. Ihre Zahl ist jedoch auch in erwachsenen Parietalaugen nicht groß. Auf einem Schnitte findet man gewöhnlich etwa 2—5 Ganglienzellen (Fig. 31, 39). Von den übrigen Zellen des Parietalauges sind sie durch bedeutendere Größe ihrer Kerne, durch eine intensive Tingierbarkeit des Protoplasmas und durch ihre spindel- bzw. kolbenartige Gestalt leicht zu unterscheiden; daher wurden sie auch von den älteren Autoren (SPENCER 87, HOFFMANN 90 u. a.) beobachtet.

Die Ganglienzellen liegen im erwachsenen Parietalauge entweder in der Mitte der Nervenfaserschicht oder unmittelbar neben der letzteren, zwischen den Seh- oder Pigmentzellen. Ihr großer, chromatinreicher, einen bis zwei Nucleoli tragender Kern (Fig. 32, 33, 41 *Gz*) wird nur von einer dünnen Protoplasmahülle bedeckt. Ein deutlicher Nervenfortsatz (Neurit) ist zwischen den Fasern der Nervenfaserschicht auf eine längere oder kürzere Strecke zu verfolgen. An einigen Zellen bemerkt man außerdem, obgleich nicht so deutlich, noch einen andern

Fortsatz, bzw. mehrere Fortsätze (Dendriten), welche sich ebenfalls in der Nervenfaserschicht ausbreiten.

Die erste richtige Deutung der Nervenfaserschicht, welche von Spencer (87) als eine »molekuläre Lage« und von Leydig (90) als ein Lymphraum beschrieben wurde, stammt von Strahl und Martin (88). Die Angabe der letztgenannten Autoren, daß diese Schicht eine Ausbreitung der Parietalnervenfasern im Auge darstellt, wurde auch von späteren Forschern bestätigt.

Die Verbindung der Nervenfaserschicht mit dem Parietalnerven geschieht dadurch, daß die Fasern der ersteren sich an einer Stelle der Retina, jedoch nicht im Centrum der Retinaschale, sondern etwas mehr caudalwärts von demselben (Fig. 31, 39) sammeln, hier die Lage der Basalteile von Pigmentzellen und die äußere Basalmembran durchbrechen und in Form eines Nervenstranges aus dem Auge heraustreten.

Da die einzelnen Fasern der Nervenfaserschicht gewöhnlich gewunden verlaufen, so erscheinen sie auf Längsschnitten durch die Retina, sogar bei stärkeren Vergrößerungen (Fig. 32, 33, 41 *N*), als Punkte bzw. kurze Striche. Erst auf Querschnitten durch die Retina (Fig. 35) kann man die wirkliche Natur dieser Schicht (*N*) feststellen. Man sieht hier, wie die Fasern ein netz- oder richtiger schwammartiges Geflecht bilden. In den Maschen dieses Geflechtes liegen große Ganglienzellen (*Gz*) und einzelne, etwas tiefer als die übrigen in die Retina eingerückten Sehzellen (*Rz*). Außerdem bemerkt man hier, wie gesagt, kleine Querschnitte durch die Pigmentzellen (*Pz*). Auf solchen Schnitten kann man auch die Nervenfortsätze der Seh- und Ganglienzellen oft auf eine längere Strecke verfolgen (Fig. 35).

Die Nervenfaserschicht besteht also erstens aus Nervenfortsätzen der Sehzellen und zweitens aus solchen von Ganglienzellen. Die letzteren Fortsätze bilden auch den Parietalnerv, welcher, wie wir später sehen werden, eine sehr beschränkte Anzahl von Fasern enthält. Ich vermute, daß die Sehzellenfortsätze in den Nervenstrang nicht eintreten. Leider sind bis jetzt alle meine Versuche, die Retina des Parietalauges mit Silber zu imprägnieren, erfolglos geblieben, so daß ich kein genaueres Bild der Verhältnisse zwischen den Seh- und Ganglienzellen entwerfen kann. Die oben mitgeteilten Beobachtungen über die Form der Ganglienzellen jedoch, ebenso wie die geringe Zahl der letzteren im Vergleich mit den Sehzellen erlauben den Zusammenhang zwischen den beiden Zellarten wohl in einer folgenden Weise aufzufassen. Die Nervenfortsätze mehrerer Sehzellen stehen in Kontakt mit Dendriten einer und derselben Ganglienzelle. Die sämtlichen Sehzellen einer Retina werden dadurch in so viele Gruppen eingeteilt, wieviel Ganglienzellen in dieser Retina vorhanden sind. Die letzteren Zellen sammeln also die Lichteindrücke und übermitteln sie mit Hilfe ihrer Neurite dem Gehirncentrum.

Eine auffallende Ähnlichkeit besteht zwischen unsern Ganglienzellen und den bipolaren Zellen der sogenannten inneren Körnerschicht (Ganglion retinae) der Seitenaugen von Wirbeltieren. Die bipolaren Zellen besitzen ebenfalls eine mehr weniger ausgezogene Gestalt, und ihre Kerne sind viel größer als die der Stäbchenzellen. Die Dendriten jeder bipolaren Zelle befinden sich mit den Füßchen von mehreren Stäbchenzellen in Zusammenhang, ihre Neuriten sind centralwärts gerichtet.

Die Funktion der beiden besprochenen Arten der Ganglienzellen scheint ebenfalls eine und dieselbe zu sein. Durch das Vorhandensein dieser Zellen wird sowohl in seitlichen als auch in parietalen Augen, wie ich es schon in meiner früheren Mitteilung (07, S. 409) bemerkt habe, »eine gewisse Konzentration der Sinneseindrücke« erreicht, »je weiter dieselben in der Retina vordringen.«

d. Die Bindegewebszellen.

Die Angabe SPENCERS (87, Fig. 3), daß zwischen den kegelartigen Körpern (unsern Pigmentzellen) der Retina des Parietalauges von *Hatteria* noch kleinere spindelförmige Elemente mit Zellkernen vorhanden seien, wurde von späteren Autoren nicht näher berücksichtigt. Diese Elemente existieren indessen auch in der Retina der von mir untersuchten Parietalaugen und stellen, wie ich vermute, nichts andres als Bindegewebszellen dar, welche in die Wand der Augenblase von außen eindringen. Auf die Möglichkeit eines solchen Prozesses habe ich schon bei der Besprechung der Entwicklungsgeschichte des Parietalauges hingewiesen. Dort sahen wir, wie die Bindegewebszellen die Augenwand durchbohren konnten, um sich am Aufbau des Glaskörpers zu beteiligen. Einige solcher Zellen bleiben dabei vermutlich auf dem halben Wege, entweder in äußeren Retinapartien zwischen den kegelförmigen Ausbreitungen der Pigmentzellen oder zwischen den Sehzellen stehen. Sie sind durch eine geringere Größe ihres Kernes von allen übrigen Retinazellen zu unterscheiden. Ihr Auftreten ist durchaus nicht regelmäßig. In den meisten, von mir untersuchten Parietalaugen sind gar keine, in den andern nur wenige solche Zellen zu treffen. Daher halte ich sie für keinen typischen Bestandteil, sondern nur für eine Ausnahmeerscheinung in den Parietalaugen von *Lacerta* und *Anguis*.

2. Der Parietalnerv.

In dem die erste histologische Beschreibung des Parietalauges von Reptilien enthaltenden Aufsatze de Graafs finden wir noch keine Angabe über den Parietalnerv. De Graaf spricht vom Parietalorgan als von einem abgeschnürten, mit dem Gehirn in keiner Verbindung stehenden Epiphysenstück (86, S. 193).

Demgegenüber findet Spencer bei einigen erwachsenen Reptilien zwischen dem Parietalauge und dem distalen Ende der Epiphyse einen Nervenstrang. "In *Hatteria*", sagt er, "as also in several other forms . . . longitudinal vertical sections show clearly that the highly developed eye is connected with the epiphysis by a solid and well-marked stalk, which may be called the pineal stalk" (87, p. 180). Dieser Stengel zeigt bei *Hatteria* in seinem Bau eine große Ähnlichkeit mit den Nerven der Seitenaugen von Wirbeltieren und darf "as the nerve of the pineal eye" (S. 181) gedeutet werden.

Eine ähnliche Angabe wurde auch von Hoffmann (90, S. 1986) gemacht, nach welchem die Epiphysenwände von *Hatteria* distalwärts schmaler werden, sich aneinander legen und so unmittelbar in den Nervenstrang des Parietalauges übergehen.

Béraneck (87), auf Grund seiner entwicklungsgeschichtlichen Studien über das Parietalauge von *Lacerta* und *Anguis*, schildert den Verlauf des Parietalnerven etwas anders. Der letztere nimmt nach ihm seinen Ursprung nicht vom distalen Epiphysenende, sondern vom Zwischenhirn neben der Basis der Epiphyse und läuft nachher an deren ventraler Seite.

Diese Beobachtung wurde bald von Strahl und Martin (88, S. 160) bestätigt, nach welchen der embryonale Nerv von *Lacerta vivipara* und *Anguis fragilis* »das Parietalauge mit dem Dach des Centralnervenrohres vor der Wurzel der Epiphyse« verbindet.

Die Angabe Béranecks fand seitdem Bestätigungen in späteren Untersuchungen und darf jetzt wohl als eine sicher bewiesene betrachtet werden. Auch hinsichtlich der *Hatteria* kommt Dendy (99, S. 132) zu ähnlichem Ergebnis. "We may safely take it", sagt der genannte Autor, "as an established fact, that the parietal eye has a special nerve which lies in front of and is not derived from the parietal stalk (epiphysis)."

Eine von den obenangeführten abweichende Deutung des zum

Parietalauge herantretenden Stranges wurde seinerzeit von Leydig (90) vorgeschlagen, welcher das Parietalorgan damals für kein Sinnesorgan hielt und dementsprechend auch den genannten Strang für ein Blut- oder Lymphgefäß erklärte. Einige Jahre später jedoch, nachdem die Untersuchungen Béranecks (92), Klinckowströms (93) and andrer mit Sicherheit gezeigt haben, daß bei manchen *Sauria*-Embryonen ein wirklicher Parietalnerv existiert, welcher seinen Ursprung aus dem Ganglion habenulae bzw. der Commissura habenularis nimmt, gelangt auch Leydig (96, S. 254) zur Überzeugung, »daß in einem Stadium des Embryo ein Nerv vorhanden ist, welcher aber bald der Rückbildung anheimfällt und bindegewebig wird."

Die sämtlichen oben genannten Autoren, mit Ausnahme von Spencer, behaupten einstimmig, daß der Parietalnerv nur bei Embryonen zu finden ist, im erwachsenen Zustande dagegen entweder spurlos verschwindet oder sich in einen bindegewebigen Strang umbildet. Nur Spencer (87) beschreibt, wie gesagt, einen deutlichen Parietalnerv bei erwachsenen Reptilien (*Hatteria*, *Varanus*, *Lacerta* u. a.), und in der neueren Zeit konnte sich Studnička (05, S. 145) davon überzeugen, daß in einigen Fällen (bei *Lacerta agilis*) der Parietalnerv »bis in spätere Lebenszeiten erhalten bleibt«.

Ich habe schon oben auf die Schwierigkeiten der Untersuchung des Parietalnerven in späteren Entwicklungsstadien und bei erwachsenen Tieren hingewiesen. Auf einem sogar dicken Schnitte kann man nur kurze Abschnitte des gewundenen, zwischen den zahlreichen Ausstülpungen oder Verzweigungen der Epiphyse und des Dorsalsackes verlaufenden Nervenstranges unterscheiden. Erst durch Rekonstruktion einer Schnittserie und manchmal sogar nur durch das Vergleichen von mehreren electiv gefärbten Serien gelingt es den ganzen Verlauf des Parietalnerven zu verfolgen (Fig. 25 *Np*). Einen die Commissura habenularis (*Ch*) mit dem Parietalauge (*Au*) verbindenden Nerv konnte ich bei erwachsenen Exemplaren der Gattungen *Anguis* und *Lacerta* feststellen und halte außerdem für höchstwahrscheinlich, daß ein solcher auch manchen andern, mit gut entwickelten Parietalaugen versehenen Reptilien, in erster Linie der *Hatteria* und dem *Pseudopus* zukommt.

Viel leichter als der ganze Verlauf des Parietalnerven ist seine Ursprungsstelle im Auge, ebenso wie seine Eintrittsstelle in das Gehirn zu beobachten. Die Abgangsstelle befindet sich, wie schon oben erwähnt, nicht genau in der Mitte der Retina, sondern wird mehr oder weniger nach hinten verschoben (Fig. 25, 31, 39, 47). Diese Erscheinung tritt nicht nur bei erwachsenen Exemplaren hervor; wir haben sie auch auf den frühesten Entwicklungsstadien konstatiert, wo die Ganglienzellen (Fig. 8 *Gz*) sich ebenfalls hinter dem Mittelpunkt der Retina sammeln und von dort ihre Fortsätze (*Np*) aussenden. Bei erwachsenen Tieren zieht der Nervenstrang sofort nach seinem Austritt aus der Retina nach hinten, und erst auf einer gewissen Entfernung vom Parietalauge biegt er sich ventralwärts um und verläuft dann an der vorderen Seite der Epiphyse bzw. des großen, zwischen dem Parietalauge und der Epiphyse liegenden Blutgefäßes (Fig. 25, 31, 39).

Die dem Auge am nächsten liegenden Partien des Parietalnerven sind sowohl bei *Lacerta* (Fig. 31) als auch bei *Anguis* (Fig. 39) leichter aufzufinden, da im Perineurium dieser Partien oft Pigmentzellen (Bindegewebschromatophoren) vorkommen.

Bei einem Exemplar von *Anguis fragilis* beobachte ich in der Nähe des Parietalauges eine Verdickung des Parietalnerven (Fig. 39 *Npv*), in welcher neben den Nervenfasern noch eine Anzahl von Zellen mit kugeligen bzw. ovalen Kernen liegen. Diese Kerne erinnern sowohl ihrer Größe und Form, als auch ihrem Bau nach an die Sehzellkerne. In meiner früheren Mitteilung (07, S. 369) habe ich die Vermutung ausgesprochen, »daß diese Gruppe aus Bindegewebszellen besteht, also als ein Produkt der Wucherung des Perineuriums aufzufassen sei.« Eine andre Auffassung dieses Gebildes wurde seitdem von Schmidt (09, S. 386) vorgeschlagen, welcher es für ein Stück des Blutgefäßes hält. Nach einer wiederholten Untersuchung meines Präparates, dessen genaue Abbildung die Fig. 39 bietet, bin ich zur Überzeugung gekommen, daß die betreffende Verdickung sowohl von Bindegewebszellenhaufen als auch von Blutgefäßen (*Bl*) sich wesentlich unterscheidet und eine ausgesprochen nervöse Natur zeigt. Da sie jedoch nur ausnahmsweise vorkommt, bin ich nicht imstande sie für ein Ganglion des Parietalauges zu halten. Ich bin vielmehr der Ansicht, daß die Zellen dieser Verdickung von der Wand des Parietalauges stammen und in den Nervenstrang nur zufälligerweise geraten. Auf früheren Entwicklungsstadien sieht man nämlich nicht selten (Fig. 9), wie einige Retinazellen in den Parietalnerv (*Np*) eindringen. Eine Gruppe von solchen Zellen kann beim weiteren Wachstum entweder den oben beschriebenen stielartigen Zipfel des Parietalauges erzeugen, oder von dem letzteren sich ganz loslösen und im weiteren Verlaufe des Parietalnerven eine Verdickung bilden.

Die Eintrittsstelle des Parietalnerven in das Gehirn ist, ebenso wie seine Abgangsstelle vom Parietalauge, am bequemsten auf

Sagittalschnitten zu studieren. Auf solchen Schnitten durch den Kopf von *Lacerta agilis* (dasselbe gilt übrigens auch für *Anguis fragilis*) sieht man (Fig. 25, 42) zwischen der Basis der Epiphyse (*Epph*) und der Ursprungsstelle der hinteren Dorsalsackwand (Fig. 42 *Dsw*) eine kegelförmige Erhebung der Gehirnoberfläche, welche in den gewundenen Nervenstrang (Fig. 25, 42 *Np*) übergeht. Die Fasern dieses Stranges treten in die Commissura habenularis (*Ch*) herein, welche unmittelbar unter der genannten Erhebung liegt und sogar mit ihrem auf Querschnitten zugespitzt aussehenden oberen Ende in diese Erhebung hineinragt. Man kann, besonders bei den jüngeren Exemplaren, ohne Schwierigkeit verfolgen, wie die Fasern des Parietalnerven (Fig. 43 *Np*) sich in etwa sieben kurze Ästchen verteilen, von welchen jedes in ein besonderes Faserbündel der Commissura habenularis (*Ch*) eintritt. Alle diese Bündel liegen in einer vertikalen Reihe an der vorderen Seite der Commissura und enthalten neben den Fasern des Parietalauges auch andre Nervenfasern. Auf Sagittalschnitten durch die linke Seite des Gehirns erscheinen die genannten Faserbündel ziemlich fein; sie verlaufen hier selbständig nur eine kurze Strecke und vermischen sich bald mit den übrigen Fasern der Commissura habenularis. Nach rechts dagegen von der Eintrittsstelle des Parietalnerven bewahren die Bündel ihre Selbständigkeit und eine bedeutende Dicke auf einer längeren Strecke und gelangen wohl, abgesondert von den übrigen Commissurabündeln, bis zum Ganglion habenulae. Das bestätigt meine schon oben mitgeteilte Beobachtung, daß die Fasern des Parietalnerven mit dem rechten Ganglion habenulae in Zusammenhang stehen.

In einigen Fällen ist die dem Gehirn unmittelbar anliegende Partie des Parietalnerven spindelförmig angeschwollen (Fig. 43 *Np*). Diese Erscheinung tritt jedoch durchaus nicht regelmäßig hervor und darf vielleicht für ein Resultat der Wirkung von Fixierungsflüssigkeiten gehalten werden.

Als Beweise dafür, daß der das Parietalauge mit dem Gehirn verbindende Strang auch im erwachsenen Zustande nervöser Natur sein soll und nicht bloß ein bindegewebiges Perineurium des früheren Nerven darstellt, wie es von Leydig (96), Klinckowström (94) und von einigen andern Autoren behauptet wurde, habe ich in meiner früheren Mitteilung (07, S. 369) folgendes angeführt: »Erstens nehmen die im Strange verlaufenden Fasern ihren Ursprung aus der Commissura habenularis. Zweitens ist es oft leicht im Strange nervöse Fasern, in der Mitte einer kernhaltigen Bindegewebshülle liegend, zu unterscheiden.« Dazu möchte ich noch hinzufügen, daß bei Anwendung der Dreifachfärbung nach Mallory eine sehr deutliche Differenz zwischen dem blauen Bindegewebe und den rötlichen Nervenfasern zu erzielen ist. Auf diese Weise können die nervösen Elemente im Parietalstrange sowohl auf Längsschnitten (Fig. 25, 31, 39 *Np*) als auch auf Querschnitten (Fig. 29 *Np*) unterschieden werden.

Außerdem aber war ich imstande auch den feineren Bau des Parietalnerven zu beobachten. Bei Anwendung der stärksten Vergrößerungen (Fig. 46) bemerkt man auf Querschnitten durch den Parietalnerv eine geringe Anzahl (bei *Lacerta agilis* etwa 14—15) Nervenfasern (*Nf*), welche von einem, abgeplattete Zellkerne (*Pnk*) tragenden, bindegewebigen Perineurium (*Pn*) umgeben werden. Die Fasern stellen ganz typische markhaltige Nervenfasern dar; sie enthalten einen punktförmigen, dunkelgefärbten Achsencylinder und eine helle Markscheide, in welcher stellenweise der sogenannte »Radspeichenbau« Ernsts ziemlich deutlich zu erblicken ist.

Die geringe Anzahl der Nervenfasern des Parietalnerven kann als Bestätigung meiner oben angeführten Angabe dienen, derjenigen nämlich, daß im Aufbau dieses Parietalnerven ausschließlich die Neuriten der Ganglienzellen und nicht die Fortsätze der Sehzellen beteiligt seien.

Bei einigen *Sauria*-Arten, wie z. B. bei *Lacerta muralis* (Fig. 47) und *Pseudopus Pallasii* (Fig. 24) erreicht der vom Parietalauge ventralwärts ziehende Strang auch im erwachsenen Zustand ein bedeutende Dicke. Solche dickere Stränge wurden von früheren Autoren (Spencer, Studnička) als Parietalnerven abgebildet. Ich bin jedoch der Meinung, daß es sich hier (Fig. 24, 47 *Pn*) um einen hauptsächlich aus Bindegewebsfasern (Perineurium) bestehenden Strang handelt, in dessen Mitte ein feines Bündel von Nervenfasern verläuft. Auf Fig. 47 sind diese Verhältnisse klar genug zu sehen. Die unpigmentierte Schicht des das Auge umgebenden Bindegewebes setzt sich in Form eines dicken Stranges nach unten fort (*Pn*) und umhüllt einen feinen, aus der Retina heraustretenden Nerv (*Np*).

3. Die Linse.

Die Bezeichnung »Linse« paßt nicht immer für die dorsale Wand des Parietalauges, durch welche die Lichtstrahlen in die Augenblase eindringen. Bei manchen Sauriern ist diese Wand nicht bikonvex, sondern nur auf einer, nämlich dorsalen Seite abgerundet, d. h. halblinsenförmig (Fig. 24, *Pseudopus Pallasii*). Bei andern bleibt sie von beiden Seiten ganz gerade (Fig. 25, 31, *Lacerta agilis*) und kann in diesem Falle als »Pellucida« bezeichnet werden. Die innere Pellucidafläche des Parietalauges von *Iguana tuberculata* zeigt nach Klinckowström (94, S. 256) »unregelmäßige Wucherungen«, welche ihr eine gewisse Ähnlichkeit mit der Pellucida des Pinealauges von *Petromyzon* verleihen. Die Unterschiede in der Gestalt der Pellucida findet man häufig auch bei den verschiedenen Exemplaren einer und derselben Species. So war die Linse des von mir untersuchten Exemplars von *Pseudopus Pallasii* plankonvex (Fig. 24 *Ln*), die Parietalaugen derselben Art, welche von Hoffmann (90, Taf. CLXIV, Fig. 2) und von Studnička (05, Fig. 96) beschrieben wurden, besaßen dagegen eine typische bikonvexe Linse. Auch bei *Lacerta agilis* konnte ich eine seltsame Gestalt der Pellucida (Textfig. 9) beobachten.

Die histologische Differenzierung der Pellucida bzw. der Linse geschieht, wie gesagt, auf sehr frühen Entwicklungsstadien (Fig. 16 *Ln*), und bei erwachsenen Tieren tritt ihr Bau so deutlich hervor, daß er schon von älteren Autoren (de Graaf 86, Spencer 87) ziemlich genau beschrieben wurde.

Die Pellucida besteht aus einem einschichtigen, mehrreihigen Epithel (Fig. 31, 39 *Ln*), d. h. aus einer Reihe von langen, cylinder-, spindel- oder fadenförmigen Zellen. Die in einigen (zwei bis vier) Reihen angeordneten Zellkerne sind auch sehr stark in die Länge ausgezogen. Das Protoplasma ist in verschiedenen Zellen verschieden intensiv färbbar, stets aber mehr oder weniger deutlich längsgestreift. Die inneren, dem Augenlumen zugewendeten Enden der Linsenzellen tragen cilienartige Fortsätze. Die letzteren sind bei *Lacerta agilis* kurz und bilden eine Art gestreiften Saumes an der Linsenfläche (Fig. 31 *Ln*); bei *Anguis fragilis* dagegen (Fig. 39 *Ln*) besitzen sie verschiedene Länge, und manche von ihnen sind sogar fast ebenso lang wie die Fortsätze der Sehzellen. Auf diese Weise nehmen sie am Aufbau des Glaskörpers (*Gk*) teil. Das Vorhandensein der genannten Fortsätze verleiht den Linsenzellen eine gewisse Ähnlichkeit mit den Sehzellen. Die Tatsache dagegen, daß die Linsenzellen die ganze Augenblasenwand durchsetzen und zuweilen Pigment enthalten, spricht für ihre Identität mit den Pigment- bzw. Stützzellen der Retina. Die Linse von *Lacerta agilis* (Fig. 31 *Ln*) ist stets pigmentfrei; bei *Anguis fragilis* (Fig. 39 *Ln*) enthalten dagegen die mittleren Linsenzellen eine geringe Menge Pigment, welche jedoch für das Eindringen der Lichtstrahlen kein wesentliches Hindernis darbieten kann.

Zwischen den Linsenzellen, welche bei Embryonen ganz dicht aneinander gepreßt werden (Fig. 6, 16 *Ln*), bilden sich im erwachsenen Zustande Spalträume verschiedener Größe und Form. Solche intercellulare Räume kann man sowohl auf Längs- (Fig. 40) als auch auf Querschnitten durch die Linse (Fig. 27 *Ln*) beobachten.

Neben den oben beschriebenen langen Zellen trifft man in jeder Pellucida bzw. Linse noch einige abgerundete Zellen mit kugeligen Kernen. Diese einzelnen oder in Gruppen vereinigten Zellen befinden sich stets an der äußeren Pellucidaseite und sitzen mit ihren ausgebreiteten Enden an der Membrana limitans externa. Die Zahl solcher Zellen in einer Gruppe beträgt gewöhnlich zwei bis vier, doch kommen bei *Anguis fragilis* auch Gruppen vor, die aus mehreren Zellen gebaut werden. Fig. 40 stellt einen Linsenteil dar, wo die Zellen einer solchen Gruppe einen kleinen Hohlraum umschließen. Die dem Hohlraum zugewendeten Zellenden sind nach Art mancher Drüsenzellen besonders dunkel färbbar. Der Inhalt des Hohlraumes wird nach der Anwendung der Malloryschen Dreifachfärbungsmethode ebenso blau wie die Flüssigkeit, welche bei *Lacerta agilis* den freien Raum des Glaskörpers (Fig. 31 *Gk*) ausfüllt, und stellt wohl das Secret der umgebenden Zellen dar. Es kann wohl möglich sein, daß auch die übrigen Pellucidazellen einen Drüsencharakter besitzen und den flüssigen Inhalt des Glaskörpers liefern. Auf die morphologische Bedeutung der erwähnten Zellgruppen werde ich in einem weiteren Kapitel näher eingehen.

4. Der Glaskörper.

Schon in einigen älteren Untersuchungen über das Parietalauge findet man Angaben über die Beschaffenheit der die Augenblase ausfüllenden Masse. So spricht Béraneck (87, S. 387) von einer die Augenhöhle ausfüllenden »hyalinen Substanz«, in welcher man bisweilen Zellkerne trifft. Diese Substanz ist bei *Anguis fragilis* besonders reichlich entwickelt; sie fehlt jedoch auch dem Parietalauge von *Lacerta agilis*. nicht (S. 397).

Bei *Hatteria* wird dieselbe Erscheinung von Hoffmann konstatiert. »Die mediane Fläche der Linse«, schreibt dieser Autor, »liegt nicht unmittelbar der entsprechenden der Retina an, sondern wird von derselben durch einen großen Hohlraum getrennt, der zum Teil durch eine feinkörnige Masse ausgefüllt wird, in welcher hier und dort zellige Elemente zerstreut liegen. Ich habe diese Masse als Glaskörper bezeichnet, obgleich derselbe natürlich etwas ganz andres als den Glaskörper des paarigen Auges bildet, denn der Hohlraum ist wohl nichts andres als eine abgeschnürte Partie der dritten Hirnhöhle und die Masse, durch welche sie zum Teil ausgefüllt wird, wahrscheinlich wohl nichts andres als geronnene Cerebrospinalflüssigkeit« (90, S. 1986).

Nach Leydig (91, S. 483) erscheinen im Binnenraum des Parietalauges von *Lacerta* nur »einige Gerinnungswölkchen«.

Eine »geronnene Augenflüssigkeit« findet auch Klinckowström (94, S. 257) bei *Iguana tuberculata*. In dieser Flüssigkeit sind sowohl bei den jungen als auch bei den erwachsenen Tieren »hier und da freie Zellen (Leucocyten?) zu sehen«.

Dendy (99, S. 119), welcher in der Augenblase von *Hatteria* ein Coagulum "with an occasional small nucleus" findet, vermutet, daß solche Zellkerne von der umgebenden Augenblasenwand stammen.

Schließlich möchte ich noch die Angabe Studničkas (05, S. 151) anführen, welcher im Innern des Parietalauges von *Pseudopus Pallasii* ein »feines Syncytium« bzw. »ein feines plasmatisches Netz mit stellenweise eingelagerten Zellkernen« nachweist. Die von früheren Autoren beschriebenen hyalinen Massen stellen nach Studnička kein Secret der Linsen- oder Retinazellen dar, sie sind vielmehr »ursprünglich protoplasmatischer Natur«.

Meine eignen Untersuchungen zeigen, daß der den Hohlraum des Parietalauges ausfüllende Glaskörper äußerst zart ist und beim Fixieren sehr oft schrumpft, infolgedessen er oft entweder in Form von »Gerinnungswölkchen« oder als ein der inneren Oberfläche der Blasenwand anliegender Saum hervortritt. Auf tadellos fixierten Schnitten durch das Parietalauge von *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis* kann ich jedoch folgende beständige Elemente des Glaskörpers unterscheiden:

1) Fortsätze der Pellucidazellen, welche bei *Lacerta agilis* (Fig. 31), wie gesagt, sehr kurz sind, bei *Anguis fragilis* (Fig. 39) dagegen oft bis zu der Mitte des Glaskörpers reichen. Diese Fortsätze sind, ebenso wie die der Sehzellen, mit Basalkörperchen versehen (Fig. 40 *Lnzf*).

2) Fortsätze der Sehzellen, welche bei *Anguis fragilis* ebenfalls mächtiger entwickelt sind als bei *Lacerta agilis*. Diese Fortsätze besitzen an den seitlichen Retinaregionen, das heißt an denjenigen Zellen, deren Sehfunktion wohl am schwächsten ausgesprochen wird, die größte Länge. Ein sehr charakteristisches Bild bieten die Fortsätze auf gut gelungenen Horizontalschnitten durch das Auge (Fig. 28) dar, wo sie alle gleich lang erscheinen und zur Retinafläche senkrecht stehen. Die den Boden der Augenblase bildenden Sehzellen, welche in erster Linie als lichtaufnehmende Elemente dienen, sind dagegen mit ganz kurzen Fortsätzen versehen. Die Gesamtmasse der Fortsätze der

Linsen- und der Sehzellen besetzt einen bedeutenden Teil des Augenlumens, bei *Anguis fragilis* (Fig. 39 *Gk*) mehr als die Hälfte desselben.

3) Einige verästelte Zellen, deren protoplasmatische Ausläufer miteinander anastomosieren und auf diese Weise ein Netzwerk bilden. Im Parietalauge von *Lacerta muralis* und *Lacerta agilis* finde ich etwa fünf bis zehn solche Zellen, in dem von *Lacerta vivipara* und *Anguis fragilis* nur etwa zwei bis fünf. Die Zellen haben entweder eine rundlich-sternartige oder eine spindelförmige Gestalt und sind mit äußerst langen und reich verzweigten Ausläufern versehen (Fig. 31). Meine früheren Untersuchungen über die erwachsenen Saurier (07, S. 410) haben mich zu der Ansicht geführt, daß die Glaskörperzellen ectodermaler Natur seien, d. h. entweder von der Retina oder von der Pellucida stammen. Die Entwicklungsgeschichte lehrt dagegen, daß die genannten Zellen höchstwahrscheinlich aus dem Bindegewebe in das Augenlumen eindringen. Die einzelnen Stadien dieses Prozesses habe ich schon oben geschildert; hier möchte ich nur auf eine bedeutende Ähnlichkeit der Gestalt dieser Zellen mit den Bindegewebszellen hinweisen. Was die Färbungsreaktion des Plasmas anbetrifft, so ist sie in den Glaskörperzellen eines erwachsenen Auges ähnlich der der Augenwandzellen (Fig. 31, 39). In embryonalen Augen jedoch, d. h. in denjenigen, wo das Eintreten der Glaskörperzellen in das Augenlumen erst vor kurzem geschehen ist, und wo diese Zellen ihren ursprünglichen Charakter noch nicht ganz verloren haben, besitzen einige von ihnen nach der Behandlung mit einer Lösung von triphenylrosanilintrisulfosaurem Natron in konzentrierter Pikrinsäure dieselbe blaue Farbe des Protoplasmas wie die Bindegewebszellen. Ich muß allerdings bemerken, daß andre solche embryonale Zellen keine Collagenreaktion zeigen. Die letztere Erscheinung kann auf zweierlei Ursachen beruhen. Es ist möglich, daß einige Bindegewebszellen beim Durchdringen durch die Augenwand ihr Collagen verlieren, anderseits kann man zugeben, daß im Glaskörper neben den Bindegewebszellen auch die aus dem Augenwandepithel stammenden Zellen existieren.

Die Ausläufer der Glaskörperzellen hängen mit den oben erwähnten Fortsätzen der Seh- und Pellucidazellen zusammen (Fig. 31). Wenn man daher die Enden dieser Fortsätze auf Querschnitten betrachtet (Fig. 38 *Rzf*), so erscheinen sie durch die Anastomosen des Ausläufernetzes miteinander verbunden.

Die Kerne der Glaskörperzellen sind kugelig oder oval. Die von Dendy (99, S. 119) beschriebene "curiously lobed or agglomerated appearance" solcher Kerne im Parietalauge von *Sphenodon* konnte ich bei den Sauriern nicht beobachten. Die von Dendy angegebene Gestalt jedoch, vorausgesetzt, daß sie nicht durch eine Schrumpfung bedingt würde, kann als Bestätigung für meine obige Auffassung dienen, da die lobierten Kerne in der Augenwand nie zu treffen sind, in den Bindegewebszellen dagegen eine häufige Erscheinung bilden.

Die Fortsätze der Pellucida- und Sehzellen nebst den Glaskörperzellen mit ihrem Ausläufernetz erfüllen bei *Anguis fragilis* den ganzen Hohlraum der Parietalaugenblase (Fig. 39 *Gk*). Im Augenlumen von *Lacerta agilis* dagegen (Fig. 31 *Gk*) bleibt ein bedeutender, centraler oder der Retina anliegender Teil desselben von allen genannten Elementen frei. Dieser Teil besteht aus einem körnigen Coagulat, in welchem zuweilen geräumige Vacuolen zu sehen sind.

Den histologischen Bau des Glaskörpers kann man in einem gewissen Grade mit dem der Seitenaugen von Vertebraten vergleichen. Wir haben gesehen, daß im Aufbau des Glaskörpers des Parietalauges die fadenförmigen Fortsätze der Sehzellen eine bedeutende Rolle spielen. Der Corpus vitreum von Seitenaugen wird, nach den Untersuchungen Rabls (03) und Köllikers (03) ebenfalls aus faserigen Zellfortsätzen der Retina gebildet. Die letzteren Fortsätze, wie ich schon früher (07, S. 411) bemerkt habe, unterscheiden sich jedoch »von denen des Parietalauges dadurch, daß sie sich in der sekundären Augenblase befinden, also von der ursprünglichen Außenfläche der primären Blasenwand entspringen, und ferner nicht von den Sehzellen, wie im Parietalauge, sondern von den Müllerschen Stützzellen (welche allerdings auch ectodermal sind) ihren Ursprung nehmen.«

5. Die bindegewebige Hülle des Parietalauges.

Das Parietalauge (Fig. 25 *Au*) wird allseitig vom Bindegewebe umhüllt, welches unmittelbar um die Augenblase, wie es schon von früheren Autoren beobachtet wurde, eine dichtere Lage, eine Art Kapsel bildet. Die Außenseite sowohl der Retinawand als auch der Linse wird von einer homogen aussehenden Membrana limitans externa bedeckt (Fig. 32, 33, 40, 41), welche, ihrer Färbungsreaktion nach zu beurteilen, ebenfalls aus dem Bindegewebe stammt. Auf den nach Mallory behandelten Präparaten erscheint nämlich diese Membran, ebenso wie das Bindegewebe blau gefärbt. Die Membrana limitans interna dagegen, die wohl von den Zellen der Retinawand geliefert wird, sieht auf solchen Präparaten rötlichviolett aus (Fig. 32, 33, 41). Der äußeren Basalmembran liegen zahlreiche abgeplattete Zellen und Fasern der obenerwähnten bindegewebigen Augenkapsel (Fig. 39) an, welche allmählich in das lockere Bindegewebe übergeht. Die Pigmentzellen des Bindegewebes sind bei *Anguis fragilis* (Fig. 39 *Bgp*) in einer Lage unterhalb des Auges angeordnet, bei *Lacerta agilis* dagegen (Fig. 27, 28, 31 *Bgp*), ebenso wie bei *Lacerta muralis* (Fig. 47) und *Pseudopus Pallasii* (Fig. 24) unregelmäßig in der Umgebung der Augenblase zerstreut. Die Augenkapsel setzt sich in das Perineurium (Fig. 39) und weiter in die innere Lage der Dura mater des Gehirns (Fig. 25) fort.

Die Angabe Leydigs (90), daß die Augenblase in einem Lymphraume eingeschlossen liegt, konnte weder von Studnička (05, S. 151) noch von mir bestätigt werden. Dagegen finde ich in der Umgebung des Parietalauges zahlreiche größere und kleinere Blutgefäße, welche zum Teil unmittelbar an der Augenwand in der Augenkapsel verlaufen (Fig. 39).

Ein sehr charakteristisches Aussehen bietet das zwischen der Linse und der äußeren Epidermis gelegene Bindegewebe dar. Es ist absolut pigmentfrei, kann also als Cornea bezeichnet werden. Ich unterscheide in ihm zwei Lagen, welche jedoch nicht scharf voneinander abgegrenzt werden. Die innere Lage besteht aus ziemlich dicken Bindegewebsfasern, welche parallel der Linsenoberfläche (Fig. 31, 39 *C*) und senkrecht zueinander (Fig. 26 *C*) verlaufen. Hier und da sieht man zwischen den Fasern auch Zellkerne. Die beschriebene Lage stellt eine Fortsetzung der Augenkapsel, demzufolge auch der Dura mater cerebralis dar (Fig. 39).

Die äußere Cornealage besteht aus dem Hautbindegewebe (Corium). Dieses ist über dem Auge viel dicker als über dem Parietalknochen und besteht aus einigen Reihen von horizontal liegenden Bindegewebsbündeln, welche sich nach oben umbiegen, dabei sich büschelartig verästeln und auf diese Weise bis zur Epidermis reichen (Fig. 25 *C*). Die äußerst regelmäßige Anordnung der Bindegewebsbündel in den beiden Cornealagen erleichtert ohne Zweifel das Eindringen der möglichst ungebrochenen Lichtstrahlen in das Parietalauge.

Die Beobachtung Leydigs (90, Fig. 56), daß die Blutcapillaren beim Annähern zu Cornea schlingenförmig umkehren, so daß die letztere von Blutgefäßen frei wird, kann ich auf meinen Präparaten ebenfalls, obgleich nicht in vollem Maße, bestätigen. Die Angabe Leydigs betrifft nur die größeren Capillaren, die feineren dagegen, deren Breite nur etwa dem Durchmesser eines Blutkörperchens entspricht, kommen auch in der Cornea vor, wobei sie gewöhnlich ganz dicht der Linsenoberfläche anliegen.

Die über der bindegewebigen Cornea liegende Epidermispartie unterscheidet sich keineswegs von der Epidermis des übrigen, den Kopf bedeckenden Integuments (Fig. 25).

IV. Über die Funktion des Parietalauges.

Manchen früher als rudimentär bezeichneten Organen wird jetzt, nach den genaueren Untersuchungen, eine Funktion zugeschrieben. Ein sehr charakteristisches Beispiel dafür liefert uns die Schilddrüse des Menschen, welche noch vor einigen Jahren für ein vollständig nutzloses Organ gehalten wurde. Erst später hat man auf manche schwere Störungen, welche eine Exstirpation dieser Drüse hervorruft, aufmerksam gemacht. Man hat dabei auch gefunden, daß das Fehlen bzw. das Erkranken der Schilddrüse eine Krankheit des ganzen Organismus (Myxödem) zur Folge hat. Die krankhaften Erscheinungen können jedoch durch das Einführen in den Organismus der Schilddrüsensubstanz bis zu einem gewissen Grade beseitigt werden. Auf Grund solcher Beobachtungen kommt man zum Schlusse, daß die Schilddrüse eine Drüse mit innerer Secretion ist, deren Produkte »entweder wichtige Bestandteile der Körperflüssigkeiten darstellen oder auch zur Neutralisation vorhandener Giftstoffe verwendet werden« (TIGERSTEDT, 02, S. 399).

Auch in bezug auf das in weiten Kreisen bekannte Rudimentarorgan des Menschen, nämlich auf den Wurmfortsatz des Blinddarmes, wurde die Meinung ausgesprochen, daß ihm eine gewisse Funktion zukommt. So behauptet TITOFF (96) auf Grund seiner vergleichend-anatomischen Untersuchung, daß die Muskulatur des Processus vermiformis ein Sphincter darstellt, von welchem ein Muskeltonus des Blinddarmes erregt werden soll. Der Wurmfortsatz kann auf diese Weise eine Entleerung des Blinddarmes hervorrufen; er bildet daher eine nützliche Vorrichtung.

Ich bin überzeugt, daß viele Organe nur darum für rudimentär gehalten werden, daß man ihre Funktion bis jetzt noch nicht genauer kennen gelernt hat. Als ein solches Beispiel betrachte ich auch das Parietalauge der von mir untersuchten Saurier. Meine Beweise dafür, daß dieses Organ noch in einem gewissen Grade funktionsfähig ist, schöpfe ich sowohl aus dem histologischen Bau des Organs als auch aus physiologischen Versuchen.

1. Histologische Beweise.

In bezug auf das Parietalauge muß man bemerken, daß es nicht immer für einen funktionslosen Gehirnteil gehalten wurde. Aus der

Tatsache, daß die das Organ bedeckende Bindegewebeschicht eine glasartig helle Struktur besitzt, d. h. für das Licht durchlässig ist, weiter aus dem Vorhandensein sämtlicher für das Auge charakteristischen Bestandteilen schließt Wiedersheim (86), »daß das Parietalauge der Saurier heute noch, wenn auch wohl nur in beschränkter Weise, als Sehorgan funktioniert«. Diese Vermutung wurde allerdings zu derjenigen Zeit ausgesprochen, wo der histologische Bau des Parietalauges noch nicht näher erforscht wurde und wo man vom Verlaufe des Parietalnerven eine unrichtige Vorstellung besaß.

Schon im nächsten Jahre formulierte Spencer (87, S. 233) die Resultate seiner eingehenden histologischen Untersuchungen über das "pineal eye in *Lacertilia*" in folgenden Worten: "In all forms at present existing it is in a rudimentary state, and thought its structure is better developed in some than in others, it is perfectly functional in none."

Die späteren Angaben darüber, daß der Parietalnerv im erwachsenen Zustande verschwinden soll, befestigten die allgemeine Überzeugung vom rudimentären Charakter des Parietalauges. Eine solche Auffassung wird auch in der Monographie Studničkas (05) vertreten.

In meiner früheren Mitteilung (07, S. 412) habe ich schon darauf hingewiesen, »daß der ganze Bau des Organs eine unverkennbare Beziehung zur Rezeption von Lichtstrahlen zeigt. Die von mir untersuchten, erwachsenen Tiere besitzen einen das Auge mit dem Gehirn verbindenden Nerv. Die Retina zeigt einen hohen Grad der Vollkommenheit, indem in ihrem Aufbau drei Arten von Zellen vorkommen. Nicht ohne Interesse ist auch die Tatsache, daß die Hauptmasse der Pigmentzellen mit ihren Kernen unterhalb der eigentlichen Retina liegt und nur feine Fortsätze in die Räume zwischen den Sehzellen eindringen. Dadurch wird die den einfallenden Lichtstrahlen zugewendete Seite der Retinawand beinah ausschließlich durch photorezipierende Elemente besetzt. Der Glaskörper besitzt, wie wir oben gesehen haben, in seinem Bau eine gewisse Ähnlichkeit mit dem der hoch organisierten paarigen Augen der Cranioten. Die geringe Pigmentmenge, welche wir in der Linse von *Anguis fragilis* antreffen, ist jedenfalls nicht imstande, das Eindringen von Lichtstrahlen in das Auge zu verhindern. Wenn wir dazu noch die bekannte durchsichtige Beschaffenheit der sogenannten Cornea in Betracht ziehen, so wird es kaum möglich sein, das Parietalauge von *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis* für ein vollkommen rudimentäres Organ zu halten.«

Die weiteren Untersuchungen haben meine Auffassung nur bestätigt, hauptsächlich dadurch, daß ich die nervöse Natur des das

Parietalauge mit der Commissura habenularis verbindenden Stranges nicht nur mit Hilfe der electiven Färbungen nachweisen konnte, sondern in diesem Strange auch den für markhaltige Nervenfasern charakteristischen Bau (Fig. 46 *Nf*) zu beobachten imstande war.

2. Experimentale Beweise.

Obgleich man aus dem augenähnlichen Bau des Parietalorgans seine Sehfunktion mit einem hohen Grade der Wahrscheinlichkeit erschließen darf, hielt ich für notwendig, meine Auffassung auch auf experimentalem Wege zu prüfen.

Von früheren Autoren, welche die Funktionsfähigkeit des Parietalauges von Sauriern experimental untersuchten, soll hier zuerst SPENCER angeführt werden. "In liezards", sagt er (87, S. 216): "whose paired eyes are closed, no result is obtained by rapidly focussing a strong beam of light on to the modified eye scale, and thus on to the pineal eye; in fact, strong light suddenly focussed into one of the paired eyes merely causes the lid to be drawn down without any further apparent result, whilst in the pineal eye there is no protecting lid, and no movement whatever takes place to remove the eye from the direction in which the light is coming."

Ich habe ebenfalls mehrere Male versucht irgend eine Wirkung einer plötzlichen Belichtung bzw. Beschattung des Parietalauges bei Eidechsen festzustellen, aber immer vergebens. Schließlich bin ich zur Überzeugung gelangt, daß die in Gefangenschaft lebenden Eidechsen für solche Experimente vollständig ungeeignet sind. Wenn ich nämlich ein Terrarium mit einigen ganz normalen Tieren eine Zeitlang im Sonnenlicht lasse und dann plötzlich beschatte, so bleiben die Tiere ebenso ruhig wie früher sitzen. Wenn ich ein solches Terrarium für einige Stunden in eine Dunkelkammer bringe und dann einer plötzlichen Belichtung durch das Anzünden eines Streichholzes bzw. einer elektrischen Lampe unterwerfe, zeigen die Tiere ebenfalls keine bemerkbaren Bewegungen. Sogar das Abbrennen von Magnesiumdraht ganz in der Nähe des Terrariums ruft keine sichtbare Reaktion seitens der Eidechsen hervor. Die Tiere machen dabei keine Bewegungen, obgleich sie die Belichtung bzw. die Beschattung, wenigstens mit ihren Seitenaugen, ohne Zweifel wahrnehmen.

Weitere Versuche wurden von FRANCOTTE (87, S. 835, 6) ausgeführt. Dieser Autor stellte sechs Kästchen mit ihren Ecken so zusammen, daß in der Mitte zwischen ihnen ein sechseckiger Raum gebildet wurde. Jedes Kästchen besaß eine kleine, in den mittleren

Raum mündende Öffnung. In ein Kästchen stellte man eine elektrische Lampe. Man setzte eine Eidechse (*L. muralis*), deren Seitenaugen mit einer roten Farbe bedeckt wurden, in den mittleren Raum und bedeckte diesen nachher von oben. Der Versuch wurde mehrere Male wiederholt, und in acht Fällen auf zehn wurde nach einer Viertelstunde die Eidechse im beleuchteten Kästchen gefunden. Demselben Experiment wurden auch Blindschleichen (*Anguis fragilis*) unterworfen. In denselben Bedingungen wurden sie dreimal auf zehn im beleuchteten Kästchen gefunden. Diese Versuche, bemerkt FRANCOTTE, «sans être absolument concluantes, nous permettent de penser que, chez le lézard du moins, l'œil impair est encore capable de percevoir la lumière».

Ich halte jedoch solche Versuche für kaum beweisend, da die Eidechsen hier nicht vom Lichte, sondern auch von der Wärme der elektrischen Lampe angelockt werden konnten. Wenn ich eine Hälfte meines Terrariums verdunkle und die andre einem diffusen Lichte aussetze, so kann ich, auch nach einer längeren Zeit, keine besondere Verteilung der normalen Eidechsen im Terrarium beobachten. Sie zeigen keine Neigung zur belichteten Aquariumhälfte. Auch FRANCOTTE selbst scheint seine Experimente nicht für ganz einwandfrei zu halten, da er in seinem späteren Aufsatze zur Meinung gelangt, daß «l'œil pariétal ne fonctionne . . . plus actuellement; cet organe n'est donc plus soutenu dans sa stabilité anatomique par son rôle physiologique; nous le voyons ainsi varier jusque dans son mode de formation» (96, S. 31).

Es ist mir jedoch gelungen eine Einwirkung der Lichtstrahlen auf das Parietalauge auf einem andern Wege nachzuweisen. Schon im Jahre 1886 beobachtete ENGELMANN, daß die Verteilung des Pigments in der Netzhaut der seitlichen Froschaugen eine gewisse Anpassung zur stärkeren und schwächeren Belichtung zeigte. In einer verdunkelten Retina waren nämlich die Zapfen ziemlich pigmentfrei, in einer stark belichteten Retina dagegen erschienen ihre distalen Enden dicht vom Pigment umhüllt. Diese Erscheinung tritt erstens infolge einer entsprechenden Verschiebung des Pigmentes hervor und zweitens dadurch, daß die Innenglieder von Zapfen eine Fähigkeit besitzen sich bei der Belichtung zu verkürzen und bei der Verdunkelung zu verlängern.

Ebensolche Bewegungen wurden seitdem in den Seitenaugen vieler andrer Vertebraten konstatiert. Eine ähnliche photomechanische Wirkung hat man außerdem in den höher organisierten Augen der wirbellosen Tiere beobachtet. Bei Belichtung der Augen von Decapoden, schreibt Exner (91, S. 111): »schiebt sich erstens zwischen das Rhabdom des Sehstabes und die Tapetummasse bei vielen Tieren schwarzes Pigment von hinten nach vorn und behindert demnach die Reflexion; auch wo dieses nicht geschieht, lagert sich zweitens die größte Masse des Pigments an die vorderen Enden der Sehstäbe, diese umhüllend, und von ihnen das Licht abblendend.«

Dieselbe Erscheinung kommt auch in den kompliziert gebauten Cephalopodenaugen vor. So konstatiert Rawitz (91, S. 371) eine Pigmentverschiebung in der Retina von *Eledone* unter dem Einfluß von verschieden intensiver Beleuchtung. »Die Bedeutung des Pigments für das Sehen«, bemerkt der genannte Autor, »besteht unstreitig darin, durch Absorption der Lichtstrahlen eine übermäßige Reizung der Retina zu verhüten; es wird offenbar nur so viel Licht wirksam sein, als für den Sehakt notwendig ist. Durch Zurückweichen des Pigments im Dunkeln ist dann die Möglichkeit geschaffen, daß Lichtstrahlen zur Wirksamkeit gelangen, die unter normalen Verhältnissen durch das weit vorgestreckte Pigment absorbiert worden wären.« Hesse (00, S. 466) konnte ebenfalls »das Ergebnis der Pigmentverschiebung an der Retina einer *Sepia* beobachten«, die er 2 Tage in der Dunkelkammer gehalten hatte.

Die Pigmentwanderung stellt also eine für verschiedenartige Sehorgane charakteristische Erscheinung dar. Sie ist auch im Parietalauge zu beobachten. Dazu habe ich einige zu einer und derselben Zeit, an einem und demselben Orte gefangene, erwachsene *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis* in zwei Gruppen eingeteilt. Eine Gruppe hielt ich etwa 2—3 Stunden in absoluter Dunkelheit (in einer Dunkelkammer), die zweite — in vollem Sonnenlicht. Alle übrigen Bedingungen, wie z. B. Luftmenge, Temperatur, Tageszeit usw., waren in beiden Fällen genau dieselben. Nachher wurden die Tiere der ersten Gruppe, ebenfalls in der Dunkelkammer, bei einem äußerst schwachen Licht geköpft. Die vom Parietalauge weiter entfernten Kopfteile wurden rasch agbeschnitten (um der Fixierungsflüssigkeit das Eindringen in das Parietalauge zu erleichtern), und der augentragende Kopfteil in eine konzentrierte Sublimatlösung mit Essigsäure geworfen, welche nachdem noch eine Zeitlang in der Dunkelkammer gelassen wurde. Die Augen der zweiten Gruppe von Eidechsen konservierte ich genau nach derselben Methode, jedoch im Sonnenlichte.

Auf gut gelungenen Schnitten durch die Parietalaugen der so fixierten Eidechsen kann man, natürlich mit starken Vergrößerungen, einen Unterschied in der Verteilung des Retinapigments feststellen. In der hellen Retina nämlich (Fig. 28, 31, 32, 39) sammeln sich die Pigmentkörnchen vorwiegend in der innersten Retinapartie und umhüllen die distalen Enden der Sehzellen. Auf diese Weise werden wohl die letzteren vor einer zu starken Belichtung geschützt. Damit soll allerdings nicht gesagt werden, daß die übrigen Teile der Pigmentzellen der hellen Retina kein Pigment enthalten. Sogar in den pigmentarmen Augen von *Lacerta agilis* sieht man auch in mittleren und sogar in basalen Pigmentzellteilen (Fig. 32 *Pz*) einige Pigmentkörnchen.

In der dunkelfixierten Retina sind die distalen Enden der Pigmentzellen fast ganz pigmentfrei (Fig. 33, 41). Das Pigment (*P*) ist hier in die mittleren und basalen Regionen dieser Zellen verschoben. Die Sehzellen erhalten dadurch eine Möglichkeit, die schwachen Lichtstrahlen im vollen Maße auszunutzen.

Bei denselben Tieren beobachtete ich eine Pigmentverschiebung auch in den Seitenaugen, konnte aber keine Verschiedenheit weder in der Gestalt noch in der Verteilung der Hautpigmentzellen nachweisen. Die Veränderung der Hautfarbe steht hier also mit der Intensität der Belichtung in keinem Zusammenhang.

Die Ergebnisse meiner Experimente stimmen also vollkommen mit den oben mitgeteilten histologischen Beobachtungen überein. Neben manchen Anpassungen der histologischen Elemente an die Lichtrezeption wurde im Parietalauge auch eine Anpassung physiologischer Art, eine solche nämlich zur Regulierung der Lichtintensität festgestellt. Ich erlaube mir daher die Funktionsfähigkeit des Parietalauges, wenigstens bei einigen Saurierarten, so in erster Linie bei den von mir untersuchten *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis*, für sicher bewiesen zu halten.

3. Über den Charakter der Funktion.

Nachdem wir die Funktionsfähigkeit des Parietalauges festgestellt haben, bleibt es uns noch zu erwägen, ob das Organ wirklich die Rolle eines Auges spielt, oder ob ihm irgendwelche andre Funktion zukommt. Theoretisch kann man sich noch zwei weitere Möglichkeiten vorstellen. Erstens, daß wir es mit einem Wärmeauge zu tun haben, d. h. mit einer Einrichtung zur Wahrnehmung der Temperaturunterschiede. Eine solche Auffassung vertritt, wie bekannt, Rabl-Rückhardt (86, S. 406). »Das Schädelloch der riesigen fossilen Enaliosaurier des Lias«, schreibt er, »des *Ichthyosaurus* und *Plesiosaurus*, besitzt ein unpaares Loch, welches seiner Lage nach mit dem Loch im Scheitelbein der

Saurier übereinzustimmen scheint. Vielleicht lag auch hier das viel entwickeltere Zirbelorgan mit seinem distalen Endteil zutage, und man könnte sich vorstellen, daß seine Leistung nicht sowohl die eines Sehorgans, als die eines Organs des Wärmesinnes war, dazu bestimmt, seine Träger vor der zu intensiven Einwirkung der tropischen Sonnenstrahlen zu warnen, wenn sie in träger Ruh, nach Art ihrer noch lebenden Vettern, der Krokodile, sich am Strande und auf den Sandbänken der Liassee sonnten.«

Zweitens kann man sich das Parietalauge als ein Centrum vorstellen, von welchem ein Reiz zur Bewegung der Hautchromatophoren ausgelöst wird. In diesem Falle würde das Parietalauge ein Organ darbieten, durch dessen Vermittlung die Farbe der äußeren Gegenstände eine, bei den Reptilien so oft vorkommende Veränderung der Hautfarbe hervorruft.

Die Auffassung RABL-RÜCKHARDTS kann kaum als eine wahrscheinliche betrachtet werden. Abgesehen davon, daß das Parietalauge jetzt nicht bei den tropischen Krokodilen, denen es vollkommen fehlt, sondern bei den in gemäßigten Zonen lebenden Eidechsen festgehalten wird, sollte auch der histologische Bau eines Wärmesinnesorgans ein andrer sein als der des Parietalauges. In einem solchen Organ sollten nämlich die Sinneszellen mit dem die Wärmestrahlen absorbierenden Pigment versehen sein. Im Parietalauge finden wir dagegen das Pigment nur in den Stützzellen, von welchen also auch die Wärme absorbiert werden kann.

Die zweite Vermutung stimmt mit den uns bekannten Tatsachen ebenso schlecht überein. Gerade bei denjenigen Reptilien, welche durch lebhafte Veränderungen ihrer Hautfarbe charakterisiert werden, nämlich bei Chamäleonen, steht das Parietalauge auf einer verhältnismäßig sehr niedrigen Entwicklungsstufe. Es ist dagegen hoch entwickelt bei den Formen, welche, wie z. B. *Anguis fragilis*, nur ein schwaches Vermögen des Farbenwechsels besitzen.

Es bleibt uns also nur die Möglichkeit, dem Parietalauge die Rolle eines Sehorgans zuzuschreiben. Eine solche Annahme kann, wie gesagt, sowohl durch die histologischen Befunde als auch auf dem experimentalen Wege bestätigt werden. In beiden Hinsichten zeigt das Parietalauge große Analogien mit den Seitenaugen von Vertebraten. Natürlich darf man ihm ein ebenso scharfes Sehvermögen wie den letzteren nicht zuschreiben. Die verschiedenartige, oft sogar unregelmäßige Gestalt der Linse bzw. Pellucida weist darauf hin, daß die Wahrnehmung von Bildern mit dem Parietalauge unmöglich sei. Das

Auge dient vielmehr nur zum Unterscheiden des Lichtes und des Schattens. Durch die Pellucida gehen dabei die Lichtstrahlen ungebrochen durch; mittels einer bikonvexen Linse werden sie in einem Brennpunkte gesammelt. Die halbkugelige Gestalt der Retinawand ermöglicht wohl dem Auge auch die Richtung der äußeren Gegenstände, ebenso wie die Bewegung der letzteren wahrzunehmen. Durch einen über dem Tiere in einer senkrechten Richtung befindlichen Gegenstand wird hauptsächlich die centrale Partie, durch einen seitlich orientierten Gegenstand die periphere Partie der Retina gereizt.

Die sämtlichen Sehorgane werden von Beer (01, S. 257, 8) in Photierorgane und Idierorgane eingeteilt. Die ersteren sind dazu geeignet »bloß quantitative Verschiedenheiten der Belichtung (oder Beschattung, wie selbstverständlich stets zu ergänzen ist) zu signalisieren — eventuell also außer Änderungen der allgemeinen Belichtung auch Bewegungen (belichtender oder beschattender Objekte) und Bewegungsrichtungen — wie etwa unser Auge bei geschlossenen Lidern«. Die Idierorgane sind außerdem geeignet Bilder der Außenwelt zu entwerfen. Die von Beer gegebene Charakteristik der Photierorgane entspricht auch vollkommen dem, was wir in bezug auf die Funktion des Parietalauges vermuten können.

4. Zur Frage über die biologische Bedeutung des Parietalauges bei recenten Eidechsen.

Von den vier jetzt lebenden großen Reptilienordnungen sind nur einige Vertreter der Ordnung Sauria mit einem Parietalauge versehen. Bei den mesozoischen Reptilien war dagegen das Parietalloch des Schädels und dementsprechend wohl auch das Parietalauge viel mehr verbreitet. Man findet nämlich ein Scheitelloch bei Pythonomorpha, Ichthyosauria, Sauropterygia und Theromorpha; es fehlt nur den Dinosauria und Pterosauria. Über die Höhe der Organisation des Parietalauges von fossilen Reptilien, ebenso wie über die Art der Funktion dieses Organs können wir zurzeit noch keine Vermutungen aussprechen. Ebensowenig wissen wir über die Ursachen, welche dazu geführt haben, daß ein einst so häufiges Organ fast vollständig verschwunden ist. Dagegen möchte ich hier einige Betrachtungen anführen über die Bedeutung des Parietalauges bei den jetzt lebenden Reptilien und dementsprechend auch über die Bedingungen, welche das Festhalten des Organs bei wenigen Tierformen beeinflussen. Es ist bekannt, daß nur ein solches Organ existenzfähig ist, welches eine nützliche Anpassung bzw. ein Mittel zur Befriedigung irgend eines Bedürfnisses darstellt. Die mit einem Parietalauge versehenen Reptilien unterscheiden sich von den parietalaugenlosen durch folgende zwei Merkmale: erstens durch eine vollständige Schutzlosigkeit und eine verhältnismäßig geringe Körpergröße und zweitens durch eine Gewohnheit auf offenen Stellen zu sonnen. Die mächtige Körpergröße von Krokodilen, die Giftzähne und die Neigung zum Aufenthalt an verborgenen Orten der meisten Schlangen, die Hornschilder der Schildkröten bieten genügende Schutzvorrichtungen für die genannten Tierformen dar. Bei ihnen existiert auch keine Spur des Parietalauges.

Innerhalb der Ordnung Sauria sind, soweit es bis jetzt bekannt ist, nur wenige Formen mit einem Parietalauge versehen, dessen Entwicklungshöhe auf eine Funktionsfähigkeit schließen läßt. Und gerade solche Arten charakterisieren sich durch die zwei oben erwähnten Merkmale. Es wäre interessant, eine Vergleichungstabelle zusammenzustellen, wo neben jeder Sauriaart angegeben würde, ob sie die beiden genannten Merkmale besitzt und ob sie mit einem gut entwickelten Parietalauge versehen ist. Doch war ich nicht imstande für eine solche Tabelle genügendes Tatsachenmaterial zu sammeln, hauptsächlich darum, daß sowohl die Lebensweise der meisten Saurier als auch die Histologie ihres Parietalauges nicht näher beschrieben ist. Daher bin ich genötigt, meinen Gedanken nur mit einigen Beispielen zu erörtern.

Den Teiiden, deren Körper eine Meterlänge erreicht, fehlt das Parietalauge, welches hier nach Studnička (05, S. 190) »überhaupt nicht zur Entwicklung kommt«.

Beim ebenso großen *Varanus giganteus* ist das Organ im erwachsenen Zustande funktionsunfähig dadurch, daß seine Linse mit einer bedeutenden Menge Pigment gefüllt wird, welches den Lichtstrahlen einen nur unvollkommenen Zutritt zur Retina erlaubt.

Die Vertreter der Familie Geckonidae, welche Nachttiere sind und sich bei Sonnenaufgang unter Steine u. dgl. verkriechen, entbehren das Parietalauge vollständig (s. Studnička 05, S. 167—171).

Bei der Gattung *Draco* ist das Parietalauge nach Spencer (87, S. 197) sehr schlecht entwickelt, indem hier sogar keine Differenzierung der Augenblase in Retina und Linse und keine Pigmentierung zu beobachten ist. Nach der Beschreibung Studničkas (05, S. 171) ist hier sogar kein Parietalauge vorhanden. Das von Spencer geschilderte Gebilde entspricht vielmehr nur der Endblase der Epiphyse. Obgleich die Vertreter dieser Gattung als Sonnentiere bezeichnet werden können, bewohnen sie jedoch die Kronen der Bäume, sind daher schwer zu erblicken.

Das Chamäleon, ebenfalls ein Sonnentier, ist durch seine Schutzfärbung und durch sein Leben auf Baumzweigen ausgezeichnet. In bezug auf sein Parietalauge meint STUDNIČKA (05, S. 198), daß es »bei verschiedenen Exemplaren von *Chamaeleo* einen verschiedenen Grad von Vollkommenheit erreichen kann«. Die neuere Untersuchung SCHMIDTS weist auf eine niedrige Entwicklungsstufe dieses Organs von *Chamaeleo vulgaris* hin. »Ein wesentlicher Unterschied zwischen der dorsalen und ventralen Wand«, sagt der genannte Autor, »besteht im histologischen Bau nicht, so daß Linse und Retina nicht zu unterscheiden sind; vielmehr lassen sich überall zwei Zellformen erkennen« (09, S. 417).

Weiter wissen wir, daß bei *Gongylus ocellatus* ein Parietalauge nur während der embryonalen Zeit vorhanden ist. Im erwachsenen Zustand existiert hier sogar kein Parietalforamen, kein Scheitelfleck und keine Parietalcornea (STUDNIČKA 05, S. 196). Obgleich die Vertreter der Gattung *Gongylus* Tagtiere sind, welche nach Sonne gierig suchen, wohnen sie aber im Sand verkrochen und strecken nur Nase und Augen aus dem Sande heraus.

Als ein letztes Beispiel sollen hier die Gattungen *Calotes* und *Uromastix* angeführt werden, deren Parietalaugen nach der Angabe SCHMIDTS (09, S. 378) wenig gut entwickelt sind. Über die Lebensweise dieser Gruppe wissen wir, daß *Calotes versicolor* ein Baumtier ist und *Uromastix spinipes* aus seinem Versteck nur in der Dämmerung herauskommt[1].

Manche andre Eidechsen, vor allen Dingen diejenigen, deren Parietalauge von mir näher untersucht wurde, sind wegen ihrer Lebensweise den allermöglichsten Feinden sehr oft zugänglich und dabei vollständig schutzlos. Diese Formen besitzen im Parietalauge wohl ein Organ, welches auch im Schlafzustande, wenn die Seitenaugen geschlossen werden, zu funktionieren imstande ist und auf diese Weise das geräuschlose Annähern eines fliegenden Feindes rechtzeitig wahrnimmt. Das Parietalauge ist hier also von einem besonderen Nutzen zu der Zeit, wo die Tiere auf offenen Stellen im vollen Sonnenlichte schlummern. Es gibt ihnen die Möglichkeit, bei einer drohenden Gefahr sich rechtzeitig durch die Flucht zu retten, kompensiert also bis zu einem gewissen Grade das Fehlen von irgendwelchen andern Schutzeinrichtungen in der Organisation.

---

[1] Die sämtlichen oben angeführten Angaben über die Lebensweise verschiedener Eidechsen habe ich aus BRONNS Klassen und Ordnungen. Bd. VI, Abt. III. HOFFMANN, Reptilien. S. 1329—1357 entnommen.

Indem ich den oben geschilderten Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein eines Parietalauges und dem Fehlen irgendwelcher Schutzvorrichtungen bei den Vertretern der Ordnung Sauria als eine allgemeine Regel aufstelle, halte ich aber auch Ausnahmen von dieser Regel für durchaus nicht unmöglich. Man kann sich eine Eidechsenart vorstellen, welche mit dieser oder jener Schutzvorrichtung versehen ist, bei welcher aber auch das Parietalauge noch nicht ganz degeneriert wird. Als Beispiel dafür kann man *Iguana tuberculata* anführen, welche ein gut entwickeltes Parietalauge besitzt, dabei aber eine bedeutende Länge (bis zu 1,5 m) erreicht und durch ihre Gewohnheit, auf den Bäumen zu leben, vor manchen feindlichen Angriffen geschützt wird.

V. Vergleichend-anatomische Bemerkungen.

Das Parietalauge der Saurier wurde von früheren Autoren mit verschiedenartigen Sehorganen andrer Tiere verglichen. Wir wollen hier zunächst die Literaturangaben besprechen, welche das Parietalauge ihrem Bau nach den Augen von wirbellosen Tieren gleichstellen. Nachher werden wir zum Vergleichen des Parietalauges mit den Seitenaugen von Vertebraten übergehen, und schließlich werden wir versuchen Beziehungen zwischen dem Parietalauge und der Epiphyse festzustellen.

1. Das Parietalauge und die Augen von wirbellosen Tieren.

Die Tatsache, daß das Parietalauge eine ähnliche Lage im Kopfe einnimmt wie die Ocellen der Arthropoden hat Leydig veranlaßt, diese beiden Gebilde miteinander zu vergleichen. Leydig meint, »daß in dem Maße, als die Arthropoden und Wirbeltiere in der Tiefe zusammenhängen mögen, so auch die Parietalorgane der Reptilien und die Stirnaugen der Hexapoden aufeinander beziehbare Gebilde seien« (90, S. 541).

Eine nähere verwandtschaftliche Beziehung zwischen Vertebraten und Arthropoden, über welche Leydig sich äußerst vorsichtig, nur vermutungsweise ausdrückt, wird von Gaskell (90) schon seit einer längeren Zeit in einer viel bestimmteren Form behauptet. In seinem Buche “The Origin of Vertebrates” (08) versucht dieser Autor auf einer breiteren Grundlage zu beweisen, daß die Wirbeltiere von den Arthropoden stammen sollen. Dabei vergleicht er auch die Scheitelaugen der beiden Tierklassen (S. 76—87) und findet in ihnen nicht nur anatomische, sondern auch histologische Übereinstimmungen.

Ich will auf diese Angaben nicht weiter eingehen, da sie zweifellos auf unrichtigen Beobachtungen beruhen. Ich möchte nur auf die Hauptunterschiede zwischen den beiden Arten von Scheitelorganen hinweisen. Der erste Unterschied besteht darin, daß das Parietalauge von der Wand der Gehirnblase seinen Ursprung nimmt, das Medianauge der Arthropoden dagegen von der Hypodermis. Weiter besitzt das Parietalauge, sowohl bei Cyclostomata als auch bei Reptilia, die Form einer geschlossenen Blase, von welcher man bei den Arthropoden keine Spur findet. Und schließlich ist der histologische Bau der beiden Organe total verschieden.

Spencer (87, S. 228) konstatiert eine Ähnlichkeit zwischen der Entwicklung der Epiphyse von Vertebraten und der des unpaaren Tunicatenauges. Beide entstehen als Modifikationen eines Teiles der dorsalen Wand der Gehirnhöhle. Die Epiphyse also und dementsprechend auch das Parietalauge, welches nach Spencer nur ein abgeschnürtes Epiphysenende darstellt, werden von ihm als "the homologue of the larval Tunicate eye" (S. 232) bezeichnet. Abgesehen jedoch von einer ähnlichen Entstehungsweise finden wir keine weiteren Vergleichspunkte zwischen den beiden genannten Sehorganen. Bei den Ascidienlarven stellt nämlich das Auge eine etwas ausgestülpte Verdickung der Hirnwand dar, deren Zellen keine Differenzierung zeigen (s. Kowalevsky 71, Fig. 32, 34).

Etwas leichter lassen sich die Vertebratenaugen mit dem sehr bemerkenswert gebauten Sehapparate von Salpen vergleichen. In diesem Apparat unterscheidet Redikorzew (05, S. 213, 214) vier Hauptteile: ein Paar von Hinteraugen, ein Mittelauge und ein Vorderauge. »Die Hinteraugen können wir, nach der Art der Innervierung und Pigmentverteilung, zum Typus der invertierten Sehorgane rechnen, weil hier die Lichtstrahlen, bevor sie die Retinaschicht erreichen, durch das Nervenfaserbündel des Opticus hindurchdringen müssen. Zu demselben Typus des invertierten Sehorgans gehört auch der mittlere Abschnitt, weil hier das Licht ebenfalls vom hinteren Rand und von der Dorsalfläche eindringt — d. h. gerade von denjenigen Seiten, an welchen auch die Fasern des Opticus herantreten. Anders verhält sich der Vorderabschnitt; hier treten die Lichtstrahlen von dem unpigmentierten Vorderrand und von der Ventralfläche heran, die Nervenfasern dagegen von der pigmentierten Dorsalfläche. Dieser Abschnitt des Sehorgans ist somit vom vertierten Typus. — Außer diesem Hauptauge sind bei *Salpa pinnata* col. noch vier andre vorhanden, die paarweise angeordnet sind. Diese Abschnitte des Sehorgans (Ergänzungsaugen) sind unvollkommen ausgebildet und — was besonders beachtenswert ist — innerhalb des Hirns entwickelt.«

Die Teile des oben beschriebenen, vom Gehirn stammenden Sehapparates kann man bis zu einem gewissen Wahrscheinlichkeitsgrade mit den Vertebratenaugen homologisieren. Die paarigen invertierten Hinteraugen würden dabei den ebenfalls invertierten Seitenaugen von Wirbeltieren entsprechen. Das vertierte, oder besser konvertierte Vorderauge läßt sich mit dem Parietalauge vergleichen. Die »Ergänzungsaugen« kann man vielleicht, wie wir auch später sehen werden, mit den sogenannten "accessory optic vesicles" Locys homologisieren. Doch finden wir außer der gleichen Entstehungsweise und Innervierungsart keine weiteren Übereinstimmungen zwischen den Salpen- und Vertebratenaugen. Ihrem anatomischen Bau nach sind die ersteren den Arthropodenaugen durchaus ähnlich. Wir treffen bei den Salpen nämlich keine Augenblasen. Dagegen sind hier die für einfachere Arthropodenaugen charakteristischen Pigmentbecher und die Rhabdome ganz typisch ausgebildet.

Von manchen Autoren wurde das Parietalauge mit den blasenförmigen Augen von Anneliden und Mollusken verglichen. So besitzt das Auge von *Serpula* nach Béraneck (87, S. 407) von allen Invertebratenaugen die größte Ähnlichkeit mit dem Parietalauge. Diese Ähnlichkeit betrifft jedoch, nach dem genannten Autor, nur den äußeren Bau der beiden Organe, welche miteinander keineswegs homolog sind.

De Graaf (86, S. 194) vergleicht das Parietalauge von *Anguis fragilis* mit den blasenförmigen Augen von Cephalopoden, Pteropoden und Heteropoden, Bütschli (86, S. 178) mit den Augen von *Pecten*, Beard (89, S. 68) mit den von *Onchidium*. Alle diese Angaben beruhen jedoch nur auf Ähnlichkeiten im gröberen Bau. Die Entwicklungsgeschichte der von der äußeren Epidermis stammenden Anneliden- und Molluskenaugen ist von der des Parietalauges ganz verschieden. Ebensowenig Übereinstimmungen findet man im histologischen Bau der beiden betreffenden Augenarten. So besitzen die Anneliden und die sämtlichen oben erwähnten Mollusken, mit Ausnahme von *Pecten* und *Onchidium*, eine homogene, cuticulare Linse; die mit zelligen Linsen versehenen Augen der beiden letzteren Arten sind invertiert.

Durch eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Parietalauge von Sauriern ist das Linsenauge von einer Acalephenmeduse *Charybdea marsupialis* ausgezeichnet. Nach den Untersuchungen Schewiakoffs (89) stellt dieses Auge eine Blase dar, von deren distaler, äußerer

Wand eine runde, zellige, durchsichtige Linse gebildet wird. Die übrige Blasenwand stellt eine Retina dar, in welcher man zweierlei Elemente unterscheidet: die dicht mit Pigment gefüllten Pigmentzellen und die Retinazellen, welche die in den Glaskörper eintretenden und dort bis zur Linse reichenden Fortsätze tragen. Unterhalb dieser konvertierten Retina liegt eine Nervenschicht, in welcher bipolare und multipolare Retinaganglienzellen zerstreut sind. Der Innenraum der Augenblase wird von einer »glashellen, anscheinend strukturlosen Substanz, dem sogenannten Glaskörper«, vollkommen ausgefüllt. In diesem von den Pigmentzellen der Retina, sowie wahrscheinlich von den Linsenzellen abgesonderten Glaskörper verlaufen außerdem die obenerwähnten fadenförmigen Fortsätze der Sehzellen. Die Entwicklung des Acalephenauges und des Parietalauges verläuft selbstverständlich auf ganz verschiedenen Wegen, so daß man hier nur von weitgehenden Analogien und durchaus nicht von homologen Bildungen sprechen darf.

2. Das Parietalauge und die Seitenaugen der Vertebraten.

Die Möglichkeit, das Parietalauge mit den Seitenaugen von Vertebraten zu vergleichen wurde schon von früheren Autoren anerkannt. »Beide diese Organe«, sagt Béraneck (87, S. 407), »entstehen zu allererst als Ausstülpungen der vorderen Gehirnblase. Dabei dürfen wir aber nicht vergessen, daß das Parietalauge erst durch eine sekundäre Differenzierung der Epiphysenausstülpung, aus einer Sonderung derselben in zwei Blasen, eine Augenblase und eine Zirbelblase, hervorgeht, während bei den paarigen Augen die vordere Wand der primären Augenblase sich einstülpt. Bei beiden wird die Retina auf Kosten der Wand des Medullarrohres selbst gebildet; bei den paarigen Augen aber wird die vordere Wand der primären Augenblase zur Retina der sekundären Augenblase, während sie beim Parietalauge zur Linse wird. Zudem hat die Linse bei beiden Augenformen einen durchaus verschiedenen Ursprung.«

Nach Locy (93) bildet sich die Epiphyse und somit auch das Parietalauge, welches nur ein ausgebreitetes Epiphysenende darstellen soll, aus einem Paare von “accessory optic vesicles”, welche, ähnlich den Seitenaugen hinter denselben, als zwei Ausstülpungen der Gehirnwand entstehen. Man beobachtet bei den Embryonen von *Squalus acanthias* noch ein zweites Paar von accessorischen Bläschen; diese gehen jedoch bald zugrunde und können vielleicht, wie ich schon oben bemerkt habe, mit den sogenannten »Ergänzungsaugen« von Salpen homologisiert werden. Die Epiphyse aber nebst dem Parietalauge ist also nach LOCY paarigen Ursprunges und den Seitenaugen homolog.

Schließlich findet STUDNIČKA (05, S. 10) auch im histologischen Bau eine Ähnlichkeit zwischen dem Parietalauge und den Seitenaugen von Vertebraten. Die ganze untere Wand des Parietalorgans, bemerkt er: »erinnert auffallend an die Retina eines paarigen Wirbeltierauges«.

Ich habe in der vorliegenden Arbeit schon mehrmals Gelegenheit gehabt auf Analogien im Bau des Parietalauges und der Seitenaugen hinzuweisen. An dieser Stelle will ich diese vereinzelten Bemerkungen zusammenfassen. Die konvertierte Retina des Parietalauges ist ihrem histologischen Bau nach der invertierten Retina der Seitenaugen sehr ähnlich, jedoch etwas einfacher als die letztere gebaut. In der Retina der Seitenaugen finden wir nämlich drei Arten von Elementen, durch welche der äußere Reiz auf das Gehirncentrum übertragen wird. Das sind die Sehzellen, die bipolaren Ganglienzellen (»Ganglion retinae«) und die multipolaren Ganglienzellen (»Ganglion nervi optici«). Im Parietalauge unterscheiden wir dagegen nur die Sehzellen und die den bipolaren entsprechenden Ganglienzellen; die den multipolaren entsprechenden Ganglienzellen fehlen hier vollständig.

Der zellige Charakter der Linse des Parietalauges bietet dem letzteren eine nur äußerliche Ähnlichkeit mit dem Seitenauge. Diese Linse stellt eine verdickte Partie der Augenblase dar und ist daher ihrer Entstehungsweise nach von der aus der Epidermis entstandenen Linse des Seitenauges vollkommen verschieden.

Im Glaskörper des Parietalauges schließlich habe ich die für denselben Teil des Seitenauges charakteristischen faserigen Zellfortsätze konstatiert, welche jedoch im Parietalauge von den Sehzellen, im Seitenauge von den Stützzellen entspringen.

Die meisten der oben erwähnten Besonderheiten im Bau des Parietalauges, wie z. B. sein konvertierter Charakter, die Lage seiner Retina in der inneren und nicht in der äußeren Augenblasenwand, die Bildung der Linse aus der Augenblasenwand, stehen mit einem einzigen Umstand im Zusammenhang, mit demjenigen nämlich, daß das Parietalauge eine primäre Augenblase darstellt. Das bildet also seinen Hauptunterschied vom Seitenauge, dessen Blase im erwachsenen Zustande sekundär ist. Dieser Umstand verhindert uns aber nicht die beiden Organe miteinander zu homologisieren. In der Entwicklungsgeschichte der beiden Organe finden wir keine prinzipiellen Unterschiede. Die beiden entstehen als Ausstülpungen der Zwischenhirnwand.

Die von Béraneck angegebene Schwierigkeit, diejenige nämlich, daß das Parietalauge »als eine sekundäre Differenzierung der Epiphysenausstülpung« hervorgeht, ist durch meine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen wohl ganz beseitigt. Das Parietalauge wird meiner Ansicht nach stets unabhängig von der Epiphyse angelegt; nur sekundär kann seine Anlage mit einer solchen der Epiphyse unter dem Einfluß von einem äußeren Faktor eine gemeinsame Ausstülpung bilden. Deswegen halte ich mich für berechtigt das Parietalauge mit den Seitenaugen zu homologisieren, mit der Bemerkung jedoch, daß das Parietalauge nur einen halben Weg der Entwicklung der Seitenaugen durchgemacht und in diesem Zustande, also in Form einer primären Augenblase, eine verhältnismäßig hohe histologische Differenzierung und eine Anpassung an die Sehfunktion erworben hat.

3. Das Parietalauge und die Epiphyse.

Nachdem wir eine Homologie zwischen den Seitenaugen und dem Parietalauge festgestellt haben, bleibt uns noch die Frage über die Beziehungen zwischen dem Parietalauge und seinem Nachbarorgan — der Epiphyse — zu erforschen. Zuerst aber soll man die Entwicklungsgeschichte und den histologischen Bau der Epiphyse kurz schildern.

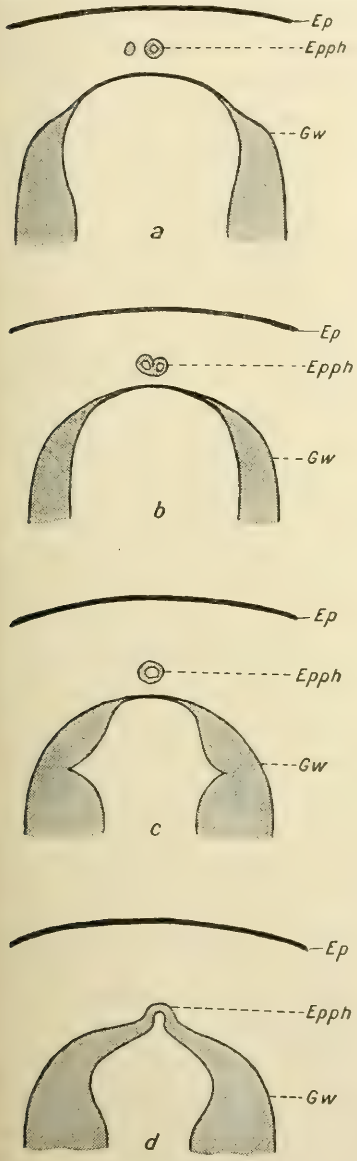
a. Die Entwicklungsgeschichte der Epiphyse.

Die Meinungen der Autoren über die erste Anlage der Epiphyse sind, wie schon oben gezeigt, ziemlich verschieden, obgleich alle Autoren damit einverstanden sind, daß dieses Organ in Form einer Ausstülpung des Zwischenhirndaches sich bildet. Nach einigen Autoren entsteht diese Ausstülpung ganz unabhängig von der des Parietalauges, unmittelbar hinter derselben. Nach andern bildet sich zunächst eine gemeinsame Ausstülpung, welche nur nach der Abschnürung der Parietalaugenblase zur eigentlichen Epiphysenanlage wird. Schließlich sei die Epiphyse nach Locy paariger Herkunft, indem sie durch eine Verschmelzung von zwei accessorischen optischen Bläschen zustande kommt.

Aus meinen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Parietalorgane ist es klar, daß sowohl das Parietalauge als auch die Epiphyse von Sauriern keine Merkmale einer doppelten Herkunft zeigen. Sie sind außerdem ihrer Entwicklungsweise nach voneinander vollkommen unabhängig, obgleich sie in späteren Stadien die Wand einer gemeinsamen Gehirnausstülpung bilden können (Fig. 3).

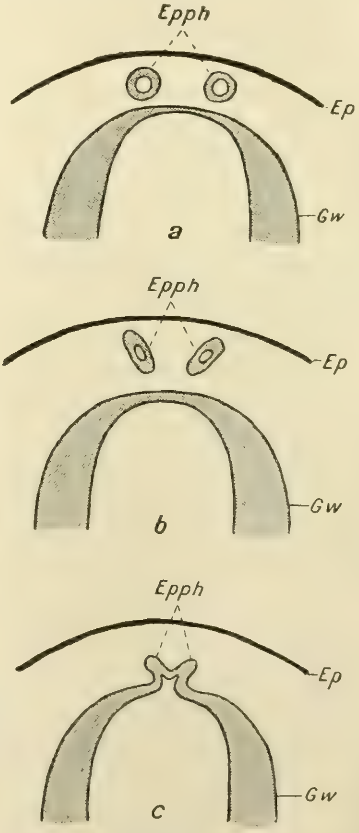
Sehr eigenartige Bilder treffe ich jedoch auf zwei mir von

Herrn Dr. D. Filatoff freundlich überlassenen Schnittserien durch Embryonen von *Emys europaea*. Auf Querschnitten durch den Kopf eines solchen Embryos (Textfig. 6) sieht man, daß die junge Epiphyse (*Epph*) in Form eines einfachen Schlauches von der Gehirnwand (*Gw*) entspringt (Textfig. 6 *d*). Nach einem kurzen Verlauf (Textfig. 6 *c*) gabelt sich der Schlauch (Textfig. 6 *b*) in zwei Äste, welche voneinander ganz unabhängig liegen (Textfig. 6 *a*). Der



Textfig. 6.

Emys europaea. Embryo. Vier aufeinander folgende Querschnitte durch das Zwischenhirn mit der Epiphyse. *a*, der vorderste; *d*, der hinterste Schnitt. Vergr. 44. *Ep*, Epidermis; *Epph*, Epiphyse; *Gw*, Gehirnwand.



Textfig. 7.

Emys europaea. Embryo. Drei aufeinander folgende Querschnitte durch das Zwischenhirn mit der Epiphyse. *a*, der vorderste; *c*, der hinterste Schnitt. Vergr. 44. *Ep*, Epidermis; *Epph*, Epiphyse; *Gw*, Gehirnwand.

doppelte Charakter der Epiphyse tritt noch deutlicher auf dem zweiten Präparat hervor. Hier teilt sich die Epiphyse (Textfig. 7 *Epph*) schon an der Abgangsstelle von der Gehirnwand (*Gw*) in zwei Zipfel (Textfig. 7 *c*), welche unter einem Winkel zueinander verlaufen (*b*) und an ihren Enden blasenförmige Erweiterungen zeigen (*a*). Die beschriebenen Doppelepiphysen bilden jedoch Ausnahmefälle. Die zahlreichen übrigen, von Herrn Filatoff in Schnittserien zerlegten Embryonen derselben Schildkröte, besitzen eine einfache schlauchförmige bzw. sackförmige Epiphyse. Auf die Frage, ob solche Ausnahmefälle als Rückschlag auf eine primäre Eigentümlickheit der Epiphyse betrachtet werden dürfen, will ich später bei der Besprechung der Beziehungen zwischen dem Parietalauge und der Epiphyse eingehen.

Nach dieser Abschweifung kehre ich zur Entwicklungsgeschichte der Epiphyse von Sauriern zurück. Nachdem das Parietalauge von der primären Ausstülpung abgeschnürt wird (Fig. 6), erscheint die Epiphyse in Form eines Säckchens, dessen Lumen mit der Gehirnhöhle durch eine breite Öffnung kommuniziert. Die Wand des Säckchens (*Epphw*) besteht aus einem mehrreihigen Epithel mit ovalen bis stäbchenförmigen Zellkernen, welche, ebenso wie im Parietalauge, an der äußeren Seite der Epiphysenwand liegen. Die inneren Zellenden sind mit cilienartigen Fortsätzen besetzt.

Beim weiteren Wachstum (Fig. 8) verengert sich allmählich die das Epiphysenlumen mit der Gehirnhöhle verbindende Öffnung, welche auf dem Stadium der Parietalnervenbildung schon kaum bemerkbar wird (Fig. 10). Im Hohlraume der Epiphyse von *Lacerta vivipara* (*Epphh*) findet man auf diesem Stadium ein netzförmiges körniges Coagulum und außerdem noch eine große Menge von runden Körnchen bzw. Tröpfchen, welche unmittelbar der Epiphysenwand anliegen und wohl als Secretionsprodukte der Zellen dieser Wand aufzufassen sind.

Mit dem Wachstum des Parietalnerven verlängert sich auch die Epiphyse (Textfig. 3, 4, Fig. 11, 19), welche schließlich ein schlauchförmiges Aussehen gewinnt. Dabei beginnt auch eine Differenzierung der Epiphysenzellen (Fig. 19). Einige dieser Zellen (*Sz*) werden nämlich dünner als die übrigen; ihr Protoplasma färbt sich intensiver, und an ihren distalen, dem Epiphysenlumen zugewendeten Enden bekommen sie Fortsätze, welche denselben Gebilden im Parietalauge ähnlich sind. Überhaupt erinnern diese Zellen ihrem ganzen Aussehen nach an die Sehzellen des Parietalauges; ich nenne sie daher Sinneszellen, will aber damit durchaus nicht sagen, daß alle solche Zellen eine Sinnesfunktion besitzen. Die meisten von ihnen befinden sich wohl in einem rudimentären Zustande. Auf früheren Stadien (Fig. 19) findet man in der Epiphysenwand nur wenige solche Zellen, später vergrößert sich ihre Anzahl, so daß sie fast ebenso zahlreich (Fig. 20 *Sz*) wie die Sehzellen im Parietalauge sind. Die übrigen Zellen bleiben unverändert (Fig. 20 *Zz*), sie verlieren nur ihren cilienartigen Besatz, und an einigen Stellen der Epiphyse enthalten sie eine geringe Menge Pigment. Da aber das letztere nur ausnahmsweise vorkommt, so darf man diese mit den Pigmentzellen des Parietalauges ganz identischen Zellen nur als Zwischenzellen bezeichnen.

Die Längsschnitte durch die Epiphysenwand eines Embryos von *Lacerta muralis* (Fig. 20) sind denselben durch die Retinawand des Parietalauges (Fig. 22) ziemlich ähnlich, unterscheiden sich jedoch von den letzteren erstens durch das Fehlen der Nervenfasern und zweitens dadurch, daß die späteren Sinneszellen hier viel dünner sind als die Sehzellen. Besonders deutlich tritt der letztere Umstand beim Vergleichen der Querschnitte hervor. In der Epiphyse besetzten die Sinneszellen (Fig. 21 *Sz*) im Vergleich mit dem Parietalauge einen sehr unbedeutenden Raum.

Wenn man einen Längsschnitt durch die Epiphyse eines Embryos von *Lacerta muralis* mit schwächeren Vergrößerungen betrachtet, so bekommt man nicht selten den Eindruck eines in der Mitte des Hohlraumes verlaufenden Nervenstranges (Textfig. 3, 4, Fig. 19). Man sieht nämlich einen faserigen Strang, welcher von der Mündungsstelle der Epiphyse in das Zwischenhirn bis zu ihrem distalen Ende zieht, einige verlängerte Zellkerne enthält und öfters feine Ästchen zu den obenerwähnten Fortsätzen der Sinneszellen entsendet. Beim genaueren Zusehen jedoch, besonders aber nach dem Anwenden der electiven Färbungsmethoden, kann man sich überzeugen, daß dieses Gebilde nichts andres als eine Gruppe der stark verlängerten, den Glaskörperzellen des Parietalauges ähnlichen Zellen darstellt. Auf den nach der Methode Blochmanns gefärbten Schnitten zeigen diese strangartigen Zellen nicht selten eine lebhaft blaue Farbe, was auf ihre bindegewebige Natur hindeutet. Deswegen halte ich für wahrscheinlich, daß die betreffenden Zellen ebenfalls aus dem die Parietalorgane umgebenden Bindegewebe stammen und in das Innere der Epiphyse durch die Wand der letzteren hindurchdringen. Der beschriebene bindegewebige Strang sendet nach allen Seiten eine große Anzahl von Ausläufern, welche netzartig miteinander anastomosieren (Fig. 20 *Epphh*) und mit den Fortsätzen der Sinneszellen zusammenhängen.

Bei den Embryonen von *Lacerta vivipara*, bei welchen die

Glaskörperzellen im Parietalauge nur in einer geringen Zahl vorkommen, konnte ich keine zelligen Elemente im Hohlraume der Epiphyse nachweisen.

b. Der Bau der erwachsenen Epiphyse.

α. Die äußere Gestalt.

Auf eine bedeutende Mannigfaltigkeit der äußeren Form der Epiphyse bei verschiedenen Sauriern wurde schon von früheren Autoren hingewiesen. So bemerkt Studnička (05, S. 127, 128), daß die Epiphyse in folgende vier Aschnitte eingeteilt werden kann: 1) eine Endblase, 2) einen Stiel derselben, 3) eine sackförmige Proximalpartie — die Epiphyse sensu str., und 4) einen sekundären Stiel. Die sämtlichen genannten Abschnitte sind jedoch nur in äußerst seltenen Fällen zu beobachten. »Am häufigsten fehlt die Endblase, die übrigens immer nur ganz unansehnlich ist und nie in ihrer Gestalt an ein Auge erinnert. Der Stiel ist, wie es bei den Fischen, mit Ausnahme von *Petromyzon* der Fall war, hohl, nicht in einen Nerven umgebildet. Er erhält sich auch da, wo eine Endblase fehlt, und zwar in der Form eines mehr oder weniger langen »Endzipfels« am Ende der Epiphyse. Die in eine »Epiphyse« umgewandelte proximale Partie des Pinealorgans der Saurier stellt die umfangreichste und jedenfalls auch wichtigste Partie desselben dar. Die Epiphyse steht mit dem Zwischenhirndache mittels einer verengerten Partie, die entweder hohl oder solid, im letzteren Falle oft sehr dünn ist, eines sekundären Stieles in Verbindung. Es kommen auch Fälle vor (*Gehyra*, *Hemidactylus* nach Stemmler), in denen das ganze mit einer Endblase endigende Pinealorgan röhrenförmig ist und mittels einer verengerten Partie an das Gehirn sich ansetzt, es scheint als ob sich hier eine proximale Erweiterung — eine Epiphyse — überhaupt nicht entwickeln würde.«

Dieser Angabe Studničkas kann ich hinzufügen, daß die Epiphyse bei erwachsenen Exemplaren sogar einer und derselben Art oft verschieden aussehen kann. So erscheint sie bei einer von mir beobachteten *Lacerta agilis* (Fig. 25 *Epph*) in Form eines etwa dreieckigen Sackes mit gefalteten Wänden, welcher durch einen soliden Stiel mit dem Zwischenhirn in Verbindung steht. Der Sack ist hier ziemlich kurz; sein distales Ende ist sehr weit vom Parietalauge (*Au*) entfernt. Bei einem andern Exemplar derselben Art (Textfig. 8 *Epph*) findet man, daß die sackförmig erweiterte Partie der Epiphyse in einen längeren Zipfel übergeht, welcher mit seinem distalen Ende fast bis zum Parietalauge reicht.

β. Histologie.

Schon von Spencer (87, S. 207) wurde in der Epiphyse von *Cyclodus gigas* eine retinaähnliche Struktur konstatiert. *Cyclodus* besitzt, wie bekannt, kein Parietalauge, und seine Epiphyse besteht aus einer im Parietalloche liegenden Endblase und aus einem hohlen Stiele, welcher die Endblase mit dem Zwischenhirn verbindet. Die vordere Wand der Endblase erinnert ihrem Bau nach an die Linse des Parietalauges, die Zellen der hinteren Wand "bear a close resemblance to the rod-like structure of the retina of other forms".

Man könnte eventuell vermuten, daß es sich hier um ein unentwickeltes Parietalauge handelt, welches mit der Epiphyse als ihr distales Ende in Verbindung geblieben sei. Aber auch bei andern Formen, wo das Parietalauge neben der Epiphyse gut ausgebildet wird, kann man in der Epiphysenwand eine eigenartige, retinaähnliche Struktur konstatieren. So besitzt nach Béraneck (87, S. 384) der »Basalteil«, d. h. das distale Ende der Epiphysis von *Anguis fragilis*, »im allgemeinen denselben Bau wie das unpaare Auge . . . Auch hier finden sich an der inneren Oberfläche der Drüse Hervorragungen, welche in die centrale Höhle hineinragen und stärker entwickelt sind als im unpaaren Auge. Die Identität der histologischen Struktur des Auges und der Epiphysis und die engen Beziehungen derselben zueinander . . . beweisen hinreichend, daß das Parietalauge nur eine Differenzierung der Zirbeldrüse ist«.

Meine eignen Untersuchungen zeigen, daß der histologische Bau der Epiphyse ebenso mannigfaltig sein kann wie ihre äußere Gestalt. Die Struktur der Epiphysenwand ist oft in einzelnen Partien einer und derselben Epiphyse verschieden. Die von Spencer bei *Cyclodus* beobachtete Regelmäßigkeit in der Verteilung verschiedener Strukturen an bestimmten Epiphysenstellen konnte ich jedoch nicht konstatieren. Wir haben schon oben gesehen, daß der Bau der Epiphyse von jungen *Lacerta muralis* an den des Parietalauges auffallend erinnern kann. Er unterscheidet sich von dem Bau der Retina nur durch das Fehlen der Nervenlage. An einigen Stellen der stark gefalteten Epiphysenwand der erwachsenen *Lacerta agilis* findet man auch eine Nervenfaserschicht (Fig. 30 *N*), welche hier genau in derselben Weise wie in der Retina des Parietalauges gelegen ist. Die Differenzierung der Zellen ist hier dagegen nicht so weitgehend wie in der embryonalen Epiphysenwand von *Lacerta muralis*. Stellenweise besteht die Epiphysenwand von *Lacerta agilis* aus langen Zellen, welche ihre ganze Dicke durchsetzen und alle einander gleich sind. An andern Stellen (Fig. 30 links) findet man schon zwei Zellarten. Zwischen den gewöhnlichen breiteren Zellen (*Sz*) mit ovalen Kernen sind ganz dünne, fadenförmige Zellen (*Zz*) eingelagert, deren Kerne ebenfalls sehr schmal und dunkel färbbar sind. Die Hauptmasse dieser schmalen Kerne ist an der äußeren Seite der Epiphysenwand angeordnet, die diese Kerne tragenden Zellen durchsetzen ohne Zweifel die ganze Dicke der Epiphysenwand. Diese Zwischenzellen (Fig. 30 *Zz*), welche allerdings kein Pigment enthalten, dürfen wohl mit den Pigmentzellen des Parietalauges homologisiert werden. Darüber, ob die andern Zellen, welche ich, wegen ihrer Ähnlichkeit mit den Sehzellen des Parietalauges, Sinneszellen nenne (Fig. 30 *Sz*), ebenfalls die ganze Wand der Epiphyse durchsetzen, bin ich im Zweifel. Es scheint mir vielmehr, daß auch dort, wo kein Nervenfaserschicht vorhanden ist, einige von solchen Zellen nur etwa bis zur Hälfte der Wanddicke reichen, wo sie sich allmählich verfeinern und in ein spitzes Ende, vielleicht auch in einen fadenförmigen Fortsatz übergehen. An denjenigen Stellen der Epiphysenwand, welche mit einer Nervenfaserschicht versehen sind (Fig. 30 rechts), ziehen sich die proximalen Enden dieser Zellen in die Fasern der genannten Schicht aus. Die sämtlichen Zellen einer solchen Epiphyse tragen an ihren distalen Enden kurze, cilienartige Fortsätze (Fig. 30).

Die Außenseite der Epiphyse wird von einer ziemlich dicken Membrana limitans externa bedeckt (Fig. 30), welche ihrer Färbungsreaktion nach bindegewebiger Natur zu sein scheint. Weiter nach außen wird die Epiphyse von einer dichten Bindegewebshülle umgeben (Fig. 25), welche in das Perineurium des Parietalnerven und in die innere Lage der Dura mater cerebralis übergeht.

Wir haben also einerseits eine bedeutende Ähnlichkeit zwischen den Strukturen der Epiphyse und des Parietalauges konstatiert. Anderseits aber, bei der Betrachtung der Entwicklungsgeschichte, sind wir, im Gegensatz zu den oben zitierten Angaben von Spencer und Béraneck zum Schlusse gelangt, daß die beiden Organe voneinander unabhängig entstehen. Das Studium der Innervierung der Epiphyse wird uns zeigen, wie die beiden scheinbar widersprechenden Tatsachen — die ähnliche Struktur und die unabhängige Entwicklung der uns interessierenden Organe — miteinander versöhnt werden können.

γ. Innervierung.

In dem Stiele der Saurierepiphyse wurde von manchen Autoren eine Faserung beobachtet, ein sicherer Nervus pinealis wurde aber, meines Wissens, nur von Klinckowström (93) bei *Iguana tuberculata* (bei einem einzigen Exemplar) nachgewiesen. Auf Sagittalschnitten nämlich durch einen 18tägigen Embryo von *Iguana* bemerkt der genannte Autor ein Faserbündel hinter der Epiphyse. »Sowohl die Struktur als sein Verhalten zum Gehirn lassen keinen Zweifel über die nervöse Natur des fraglichen Faserbündels, dessen Ursprung aus den Hirnzellen ein wenig hinter dem Zirbelschlauch deutlich zu sehen ist. Vom Hirndach steigt es in etwas geschlängeltem Verlaufe nach oben und vorn, um, so viel ich sehen konnte, in der Zirbelwand im distalen Drittel des Zirbelschlauches zu enden. In keiner andern von den zahlreichen untersuchten Schnittserien habe ich etwas an diesen hinteren Zirbelnerven Erinnerndes gesehen« (93, S. 267).

Einen gut ausgebildeten Pinealnerv findet man dagegen bei *Petromyzon*, wo er das der Epiphyse von Sauriern homologe, hintere Parietalauge, oder nach Studnička das Pinealorgan mit dem Gehirndach verbindet. Nach den neueren Untersuchungen Dendys (07, S. 14, Fig. 6) teilt sich der Pinealnerv vor seinem Eintritt in das Gehirn in drei Äste. Der eine von diesen steht mit der Commissura posterior in Verbindung, der zweite begibt sich in das rechte Ganglion habenulae und der dritte in das rechte sogenannte Meynertsche Bündel. Die Tatsache, daß der Nerv des Pinealorgans wenigstens zum Teil in das rechte, der Nerv des dem Parietalauge von Sauriern entsprechenden Parapinealorgans in das linke Ganglion habenulae eintritt, führt Dendy zur Überzeugung, daß die beiden genannten Organe von *Cyclostomata* miteinander paarig sind. Das Pinealorgan kann also als das rechte, das Parapinealorgan als das linke Parietalauge bezeichnet werden. Die beiden Organe von *Petromyzon* besitzen, wie bekannt, einen und denselben augenähnlichen Bau, wobei das Pinealorgan jedoch eine bedeutend höhere Entwicklungsstufe als das Parapinealorgan erreicht.

Ich habe schon oben darauf aufmerksam gemacht, daß in der Epiphysenwand einer erwachsenen *Lacerta agilis* Nervenfasern stellenweise nachweisbar sind. Diese Nerven sammeln sich im basalen Epiphysenende und ziehen durch den Epiphysenstiel in Form eines bzw. einiger Nervenstränge (Fig. 42 *Nepph*). Die Hauptmasse der Nervenfasern begibt sich in die Commissura posterior (*Cp*), einige zweigen sich jedoch vom Nervenstrange ab, um in die Commissura habenularis (*Ch*) einzutreten. Ob diese Fasern in der letztgenannten Commissura nach rechts oder nach links laufen, konnte ich wegen ihrer geringen Anzahl nicht entscheiden. Von Wichtigkeit ist allerdings die Tatsache, daß sowohl das Parietalauge als auch die Epiphyse aus

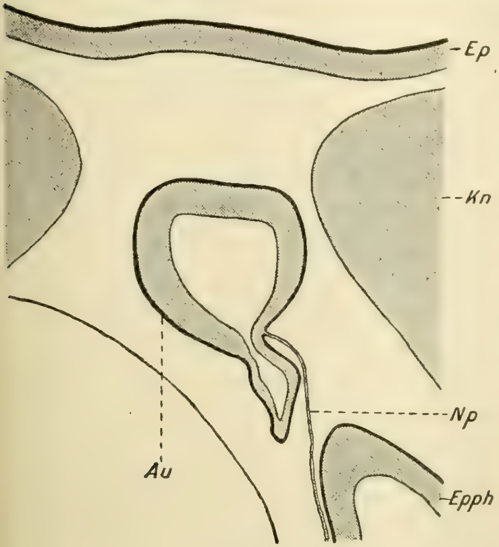
Ganglia habenulae innerviert werden, so daß in dieser Hinsicht zwischen ihnen kein prinzipieller Unterschied besteht.

Noch deutlicher ist dieses Verhalten auf Sagittalschnitten durch etwa 25 mm lange Embryonen von *Lacerta muralis* zu beobachten. Hier sieht man (Fig. 44) bei stärkeren Vergrößerungen, daß aus der Wand der Epiphyse (*Epph*), deren Lumen auf diesem Stadium mit der Gehirnhöhle noch kommuniziert, mehrere Nervenstränge ins Gehirndach eintreten. Einige von ihnen (*Nepph*^{1}) kann man ganz genau bis zur Commissura posterior (*Cp*) verfolgen, ein feiner Nervenstrang (*Nepph*^{3}) tritt, ähnlich wie beim erwachsenen Exemplar von *Lacerta agilis*, in die Commissura habenularis (*Ch*) ein, die Einmündung eines dritten, dicken Stranges (*Nepph*^{2}) ist auf dem der Figur 44 entsprechenden Schnitte nicht nachweisbar. Auf einem benachbarten Schnitte aber (Fig. 45), wo von der Epiphyse nur ihr Basalteil in Form eines niedrigen Höckers geblieben ist, sehen wir zwischen den beiden erwähnten Commissuren noch eine Anzahl von kleinen Faserbündeln, die in derselben Richtung wie die Commissuren verlaufen und einen Eindruck machen als ob zwischen den beiden Commissuren keine scharfe Grenze existiert. Die Commissuren scheinen hier nur durch den Basalteil der Epiphyse voneinander getrennt zu werden, an den Seiten der letzteren wieder miteinander zusammenzufließen. Der oben erwähnte dicke Nervenstrang (Fig. 44 *Nepph*^{2}) teilt sich proximalwärts in mehrere feine Stränge ein (Fig. 45 *Nepph*^{2}), welche in die beschriebenen Zwischenbündel eintreten. Die Epiphyse wird also von allen vier Seiten innerviert. Von vorn hängt ihre Nervenfaserschicht mit der Commissura habenularis zusammen, von hinten mit der Commissura posterior und von rechts und links mit den zwischen den beiden Commissuren gelegenen, kleineren Bündeln.

c. Beziehungen zwischen dem Parietalauge und der Epiphyse.

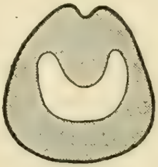
Das Vergleichen des Parietalauges mit der Epiphyse liefert uns mehrere Beweise dafür, daß die beiden Organe in einer innigen Beziehung zueinander stehen.

Sogar in ihrer äußeren Gestalt besitzen die beiden Organe ein gemeinsames Merkmal. Das ist nämlich die Veränderlichkeit dieser Gestalt, welche darauf hindeutet, daß die Organe auf einem gewissen Grade der Degeneration sich befinden. Bei einigen Formen, wie z. B. bei den von mir näher untersuchten Eidechsen, ist diese Degeneration im Parietalauge erst ganz unbedeutend ausgedrückt, bei andern ist sie so weit fortgeschritten, daß wir dem Parietalauge solcher Formen schon jede Funktion absprechen müssen. Die Epiphyse ist überall viel mehr degeneriert als das Parietalauge, dementsprechend ist auch ihre Gestalt besonders veränderlich. Die Verschiedenheit der Form kommt hauptsächlich dadurch zustande, daß die Wand des entsprechenden Organs größere oder kleinere Falten und Ausstülpungen bildet. Bezüglich der Epiphyse ist das ohne weiteres verständlich, doch auch im Parietalauge begegnen wir derselben Erscheinung. In einigen Ausnahmefällen sehen wir, daß das Parietalauge auf seiner ventralen Seite einen stielartigen Zipfel bildet (Textfig. 8); die andern Parietalaugen können Falten an der Linse besitzen (Textfig. 9); noch weitere enthalten sekundäre, mit einer Secretflüssigkeit gefüllte Höhlen zwischen den Linsenzellen (Fig. 40 *Lnh*), welche Höhlen ebenfalls als Resultat einer Neigung der Augenblasenwand zur Falten- bzw. Ausstülpungbildung aufzufassen sind.



Textfig. 8.

Lacerta agilis. Erwachsenes Tier. Sagittalschnitt. Abweichende Form des Parietalauges. Vergr. 78. *Au*, Parietalauge; *Ep*, Epidermis; *Epph*, Epiphyse; *Kn*, Parietalknochen; *Np*, Parietalaugennerv.



Textfig. 9.

Lacerta agilis. Erwachsenes Tier. Querschnitt. Abweichende Form des Parietalauges. Vergr. 78.

Das charakteristischste Merkmal einer solchen Neigung ist jedoch die Bildung der sogenannten Nebenparietalaugen. Eine Zusammenstellung der Literaturangaben über diese Gebilde findet man bei Studnička (05, S. 153—158). Die Nebenparietalorgane sind, nach diesem Autor, »kleine Hohlgebilde, meist mit unterer pigmentierter und oberer pigmentfreier Wand, die, was ihre Gestalt betrifft, an die Parietalaugen erinnern. Sie befinden sich in der Nähe des Pinealorgans oder des Parietalauges oder in der Mitte zwischen beiden und haben von einem derselben durch Ausstülpung ihren Ursprung genommen. Es sind das keine konstanten Gebilde; es können aber auch mehrere solche Nebenparietalorgane gleichzeitig vorhanden sein«.

Manche Nebenparietalorgane weichen jedoch von dieser Beschreibung mehr oder weniger ab. So erreichen einige eine verhältnismäßig bedeutende Größe: das von FRANCOTTE (96, S. 30) beobachtete Nebenparietalauge von *Lacerta vivipara* war beinah ebenso groß wie das Parietalauge; das von RITTER (94) bei *Phrynosoma* gefundene "parapineal eye" besitzt sogar einen größeren Durchmesser als das Parietalauge. Anderseits trifft man nicht selten Nebenparietalorgane, welche ganz pigmentfrei erscheinen, und auch solche, in welchen, dank ihrer geringen Größe, kein Lumen nachzuweisen ist.

Die Nebenparietalorgane sind bis jetzt bei *Plica umbra*, *Anguis fragilis*, *Lacerta vivipara*, *Iguana tuberculata*, *Pseudopus Pallasii* und *Phrynosoma coronatum* beschrieben. Ich habe sie außerdem bei *Lacerta muralis* und *Lacerta agilis* beobachtet und möchte vermuten, daß sie auch bei andern Saurierarten vorkommen. Bei den Embryonen sind sie häufiger als bei den erwachsenen Exemplaren zu treffen.

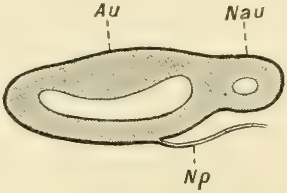
Die Nebenparietalorgane können bei einer und derselben Species sehr verschieden sein. Ihrer Lage nach unterscheidet PRENANT (94) vier Arten von solchen Organen bei *Anguis fragilis*: 1) »Oeil épiphysaire«, welcher neben der Epiphyse liegt und seinen Ursprung aus der letzteren nimmt. 2) »Oeil interpariéto-épiphysaire«, welcher in der Mitte zwischen dem Epiphysenende und dem Parietalauge liegt. 3) »Oeil pariétal ou intrapariétal«, welcher mit der Retina des Parietalauges zusammenhängt. 4) »Oeil accessoire choroidien« — ein weit von den beiden Parietalorganen liegendes Gebilde, welches von PRENANT nur einmal beobachtet wurde[1].

Eine interessante Beobachtung über die von der Epiphyse stammenden Nebenparietalorgane finden wir bei STUDNIČKA (05, S. 155). »In der Regel«, schreibt er, »ist nur die untere Wand des Nebenparietalorgans pigmentiert, während die obere pigmentfrei bleibt. Dadurch bekommen die betreffenden Gebilde, deren Struktur sonst ganz einfach ist, eine gewisse Ähnlichkeit zu dem Hauptparietalauge. Man kann die untere Wand mit der Retina, die obere mit der Linse vergleichen. Dieses Verhalten bemerkt man, was sehr eigentümlich ist, auch an jenen Nebenorganen, die aus dem Pinealorgan ihren Ursprung genommen haben, dessen Endblase bei den Sauriern nirgends augenähnlich ist.«

---

[1] Zitiert nach STUDNIČKA (05). Die Arbeit von PRENANT war mir leider nicht zugänglich.

Meine eignen Untersuchungen haben die oben angeführten Angaben bestätigt. Das Nebenparietalorgan kann sowohl von der Epiphyse als vom Parietalauge stammen. Es bildet sich in Form einer knospenähnlichen Ausstülpung an der Wand des betreffenden Organs, welche nachher sich abschnürt und zu einem selbständigen Bläschen wird. Der letztere Prozeß kann jedoch unterbleiben, und dann finden wir verschiedenartige Verzweigungen an der Epiphyse und accessorische Höhlen, sowohl in der Linse (Fig. 40 *Lnh*) als auch in der Retina (Textfig. 10 *Nau*) des Parietalauges. Manchmal bleibt die accessorische Höhle, d. h. das Lumen eines unvollkommen ausgebildeten Nebenparietalauges mit dem Glaskörper des Parietalauges in Verbindung (Textfig. 8 — Zipfel).



Textfig. 10.

Lacerta muralis. Embryo von 25 mm Länge. Sagittalschnitt. Abweichende Form des Parietalauges. Vergr. 78. *Au*, Parietalauge; *Nau*, Nebenparietalauge; *Np*, Parietalaugennerv.

Ich bin mit Studnička nicht einverstanden, wenn er behauptet, daß die Nebenparietalorgane für die vergleichende Anatomie »keine besondere Wichtigkeit« haben (05, S. 158). Das sind wohl unbeständige Organe, deren Vorhandensein oder Fehlen keine weiteren Schlüsse zu ziehen erlaubt. Ihre Bedeutung für die vergleichende Anatomie besteht aber darin, daß sie ein gemeinsames Merkmal für die Epiphyse und für das Parietalauge darstellen und auf diese Weise als ein Beweis der Homologie der beiden Parietalorgane dienen können.

Einen weiteren Beweis dafür finden wir beim Vergleichen des histologischen Baues der beiden Organe. In der Epiphyse sind nämlich die sämtlichen Elemente eines Parietalauges, mit Ausnahme der Ganglienzellen, vorhanden. Sie sind hier unregelmäßig zerteilt, was aber keineswegs auf einen prinzipiellen Unterschied zwischen den beiden Organen, sondern nur auf eine bedeutendere Degeneration der Epiphyse im Vergleich mit dem Parietalauge hindeutet.

Solange ich die Innervierung der Epiphyse nicht näher berücksichtigt habe, war ich der Meinung, daß das Parietalauge und die Epiphyse seriell homologe Organe seien. Jedes von ihnen könnte seinerseits auch paarigen Ursprunges sein, wie es Locy für die Epiphyse von Haifischen behauptet hat. Die Epiphyse sollte, meiner damaligen Auffassung nach, zum Parietalauge in demselben Verhältnis stehen, wie das Parietalauge zu den Seitenaugen. Als Hauptargument für diesen Gedanken betrachtete ich die Tatsache, daß das Parietalauge von der Commissura habenularis, die Epiphyse von der Commissura posterior innerviert wird. Nachdem ich aber bei *Lacerta* die Tatsache konstatiert habe, welche für *Petromyzon* schon früher bekannt wurde, diejenige nämlich, daß die Nervenfasern der Epiphyse nicht nur mit der Commissura posterior, sondern auch mit der Commissura habenularis zusammenhängen, verliert das obenerwähnte Argument für mich seine Geltung. Der Umstand aber, daß die beiden Commissuren auf einem gewissen Entwicklungsstadium ganz dicht nebeneinander liegen, wobei keine Grenze zwischen ihnen zu ziehen ist, erlaubt mir die Vermutung auszusprechen, daß das Parietalauge und die Epiphyse von Sauriern ein Paar von Organen darstellen, welche erst sekundär in eine mediane Linie verschoben wurden. Diese Vermutung steht auch mit der Beobachtung DENDYS (99) im Einklang, nach welchem das Parietalauge von *Sphenodon* nicht genau in der Medianlinie, sondern etwas nach links von derselben angelegt wird. Wenn also bei *Sphenodon* das linke Parietalorgan sich zum Parietalauge umbildet, so geschieht das bei den von mir untersuchten Sauriern mit dem rechten Parietalorgan. Ich muß allerdings gestehen, daß ich bei meinen Embryonen keine Verschiebung dieses oder jenes Parietalorgans seitwärts von der Medianlinie beobachten konnte. Die jetzige Orientierung der beiden Organe zueinander wurde also wahrscheinlich bei den früheren Vorfahren der recenten Eidechsen befestigt, so daß die bei *Sphenodon* im Embryonalleben vorkommenden atavistischen Rückschläge hier nicht mehr nachzuweisen sind.

Die Einrichtung der Parietalorgane bei den Cyclostomata, wo das Pinealorgan durch einen Nervenstrang mit dem rechten und das Parapinealorgan mit dem linken Ganglion habenulae verbunden wird (DENDY, 07), stimmt ebenfalls mit meiner Vermutung überein.

Von demselben Gesichtspunkte darf vielleicht auch die oben beschriebene doppelte Epiphyse von *Emys europaea* als Rückschlag auf einen primitiven Charakterzug beurteilt werden, als ein paariges Organ, von welchem der eine Ast der Epiphyse, der andre dem Parietalauge entspricht.

Die sämtlichen von mir zusammengestellten embryologischen, histologischen und vergleichend-anatomischen Tatsachen sprechen einstimmig dafür, daß das Parietalauge und die Epiphyse homologe und höchstwahrscheinlich miteinander paarige Organe sind, welche jedoch nicht eine und dieselbe Entwicklungsstufe erreichen. Wenn das Parietalauge ein halbentwickeltes Seitenauge darstellt, so würde die Epiphyse einem halbentwickelten Parietalauge entsprechen. In ihrem primitivsten Zustande sollten sie beide als ein Paar von Ausstülpungen der Gehirnwand hinter den Seitenaugenausstülpungen entstehen, zu welchen sie sich also als seriell homologe Organe verhalten.

VI. Untersuchungsmethoden.

Mein Untersuchungsmaterial wurde vorwiegend in einer konzentrierten wässerigen Sublimatlösung mit oder ohne Essigsäure, in HERMANNscher Flüssigkeit oder in 95°igem Alkohol fixiert. Daneben habe ich auch die Flüssigkeiten von GILSON und von KLEINENBERG gebraucht. Die kleineren Embryonen wurden einfach in die Fixierungsflüssigkeit geworfen, die größeren wurden vorher aufgeschnitten; von den erwachsenen Tieren habe ich entweder die abgeschnittenen Köpfe oder die kleinen Kopfstücke mit den Parietalorganen und den zugehörigen Gehirnpartien konserviert. Das letztere erscheint oft notwendig, da die Lösungen sogar in einen abgeschnittenen Kopf zu langsam eindringen, so daß die Zellen der Parietalorgane dabei nicht immer tadellos erhalten bleiben.

Um eine Beschädigung der histologischen Elemente zu vermeiden, soll das Entkalken der Objekte besonders vorsichtig ausgeführt werden. Ich entkalke in einer $^1/_2$—1 %igen Lösung von ClH bzw. NO_3H im 70°igen Alkohol. Die Lösung wird jeden Tag gewechselt, und der ganze Prozeß dauert gewöhnlich mehrere Tage. Nach dem Entkalken soll das Objekt zum Entfernen der Säure im 70°igen Alkohol längere Zeit ausgewaschen werden.

Von verschiedenen ausprobierten Färbungsmethoden sollen zuerst diejenigen erwähnt werden, welche zum Unterscheiden der Nerven von andern Geweben geeignet sind. Das sind die BLOCHMANNsche Farbe (eine 0,01 % Lösung von triphenylrosanilintrisulfosaurem Natron in gesättigter wässeriger Pikrinsäure), nach welcher die Nervenfasern grün, das Bindegewebe blau und das Blut gelb erscheint, und die Dreifachfärbung von MALLORY, nach welcher die Nerven violett, das Bindegewebe blau und die Blutkörperchen rot werden. Die erste Methode ist besonders für Embryonen, die zweite für erwachsene Tiere geeignet. Nach der Anwendung der beiden genannten Methoden treten die Zellkerne ziemlich undeutlich hervor, deswegen färbe ich die betreffenden Objekte vorher in toto mit Boraxkarmin.

Ein wesentlicher Nachteil der Methode BLOCHMANNS besteht darin, daß die nach dieser Methode behandelten Schnitte die Differenz ihrer Farben mit der Zeit (nach dem Verlaufe von 1—2 Jahren) zum Teil einbüßen. Die Pikrinsäure wird nämlich im Kanadabalsam aufgelöst, und die nervösen Elemente werden dadurch, ebenso wie die bindegewebigen, blau.

Von andern Farben habe ich mit bestem Erfolg Boraxkarmin, Osmiumsäure, Holzessig nach Schuberg, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Dahlia in schwachen wässerigen Lösungen und für die in Hermannscher Flüssigkeit fixierten Objekte Safranin verwendet. Meine Versuche, den Parietalnerv von erwachsenen Eidechsen nach der Methode Golgis mit Silber zu imprägnieren, blieben erfolglos. Aus der früheren Literatur kennen wir darüber nur die Angabe von Retzius (95), welchem eine solche Imprägnation der Parietalaugen von *Ammocoetes* gelungen ist. Doch scheint diese Methode zur Untersuchung der Parietalorgane überhaupt nicht besonders geeignet zu sein. Auf den Präparaten von Retzius wenigstens sind nicht nur nervöse Elemente, sondern auch andre, wie z. B. die Linsenzellen, imprägniert worden, manche Nervenzellen und Nervenfasern dagegen farblos geblieben.

Große Schwierigkeiten beim Studium der Sehorgane bietet oft die Entpigmentierung dar. Bei meinen Untersuchungen wurde jedoch diese Schwierigkeit vollkommen beseitigt. In den Embryonalaugen wird nämlich die Pigmentmenge so gering, daß sie das Studium absolut nicht stört. In erwachsenen Parietalaugen konnte ich aber in der dunkelfixierten Retina die innere, pigmentfreie Lage derselben, in der hellfixierten dagegen die äußere, ebenfalls pigmentfreie Lage beobachten. Auf diese Weise, infolge der Fähigkeit des Pigments sich unter dem Einfluß von verschieden intensiven Belichtungen zu verschieben, wurde ich von der Notwendigkeit befreit, die Entpigmentierungsflüssigkeiten zu gebrauchen, welche die histologischen Elemente gewöhnlich mehr oder weniger beschädigen.

Zum Einbetten meiner Objekte diente mir vorwiegend das Paraffin.

Die Konturen sowohl der Tafel- als auch der Textfiguren wurden mit Hilfe eines Abbéschen Zeichenapparates (Mikroskop von Zeiss) entworfen.

Moskau (Vergleichend-anatomisches Institut d. Universität), im Januar 1910.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

84. F. Ahlborn, Über die Bedeutung der Zirbeldrüse. Diese Zeitschr. Bd. XL.

87. J. Baudouin, La glande pinéale et le troisième œil des Vertébrés. Progrès médical. Nr. 50—51.

89. J. Beard, The Parietal Eye of the cyclostome Fishes. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXIX.

01. Th. Beer, Über primitive Sehorgane. Wiener klinische Wochenschrift.

87. E. Béraneck, Das Parietalauge der Reptilien. Jenaische Zeitschrift. Bd. XXI.

92. — Sur le nerf pariétal et la morphologie du troisième œil des Vertébrés. Anatom. Anz. Bd. VII.

93. — L'individualité de l'œil pariétal. Anatom. Anz. Bd. VIII.

86. O. Bütschli, Zur Morphologie des Auges der Muscheln. Verhandl. d. Nat.-Med. Vereins zu Heidelberg.

03. J. Cameron, On the Origin of the Pineal Body as an Amesial Structure, deduced from the Study of its Development in Amphibia. Anatom. Anz. Bd. XXIII.

99. A. Dendy, On the development of the Parietal Eye and Adjacent Organs in Sphenodon. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XLII.

07. — On the Parietal Sense-organs and Associated Structures in the New Zeeland Lamprey (Geotria australis). Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. LI.

85. Engelmann, Über Bewegungen der Zapfen und des Pigments der Netzhaut unter dem Einfluß des Lichtes und des Nervensystems. Arch. f. gesamt. Physiologie. Bd. XXXV.

08. C. O. Esterly, The Light recipient Organs of the Copepod Eucalanus elongatus. Bull. of the Museum of Comp. Zool. at Harward College. Vol. LIII.

91. S. Exner, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien.

87. P. Francotte, Contribution à l'étude du développement de l'épiphyse et du troisième œil chez les reptiles. Bulletins de l'Académie Royale de Belgique. 3me Sér. T. XIV.

94. — Note sur l'œil pariétal, l'épiphyse, la paraphyse et les plexus choroides du troisième ventricule. Bull. de l'Acad. Royale de Belgique. 3me Sér. T. XXVII.

96. — Contribution á l'étude de l'œil pariétal de l'épiphyse et de la paraphyse chez les Lacertiliens. Mémoires couronnés de l'Acad. Royale de Belgique. T. LX.

02. M. Fürbringer, Einige Notizen über die Parietalorgane. Morpholog. Jahrbücher. Bd. XXX.

90. W. H. Gaskell, On the origin of Vertebrates from a Crustacean like Ancestor. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXXI.

08. — The Origin of Vertebrates. New York.

98. E. Gaupp, Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis. Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch.

07. J. Gisi, Das Gehirn von Hatteria punctata. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. XXV.

86. H. W. de Graaf, Zur Anatomie und Entwicklung der Epiphyse bei Amphibien und Reptilien. Zool. Anz Jahrg. IX.

05. G. Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig.

09. H. Held, Die Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren. Leipzig.

00. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VI. Die Augen einiger Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII.

08. — Das Sehen der niederen Tiere. Jena.

94. Ch. Hill, The epiphysis of Teleosts and Amia. Journ. of Morph. Vol. IX.

90. C. K. Hoffmann, Epiphyse und Parietalauge. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI. Abt. 3.

06. H. S. Jennings, Behavior of the Lower Organisms. Columbia. University Biological. Series X. New York.

93. A. Klinckowström, Le premier développement de l'œil pinéal chez Iguana tuberculata. Anatom. Anz. Bd. VIII.

94. — Beiträge zur Kenntnis des Parietalauges. Zool. Jahrbücher. Abt. f. Anat. und Ontog. Bd. VII.

03. A. Kölliker, Über die Entwicklung und Bedeutung des Glaskörpers. Anatom. Anz. Bd. XXIII. Ergänz.

71. A. Kowalevsky, Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. VII.

72. F. Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen.

87. — Das Parietalorgan der Wirbeltiere. Zoolog. Anz. Jahrg. X.

89. — Das Parietalorgan der Reptilien und Amphibien kein Sinneswerkzeug. Biolog. Centralbl. Bd. VIII.

90. — Das Parietalorgan der Amphibien und Reptilien. Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt. Bd. XVI.

91. — Das Parietalorgan. Biol. Centralbl. Bd. X.

96. — Zur Kenntnis der Zirbel- und Parietalorgane. Abh. d. Senckenberg. nat. Ges. Frankfurt. Bd. XIX.

93. W. A. Locy, The derivation of the Pineal Eye. Anatom. Anz. Bd. IX.

88. W. J. McKay, The Development and Structure of the Pineal Eye in Hinulia and Grammatophora. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. Vol. III.

05. M. Nowikoff, Über die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXIX.

07. — Über das Parietalauge von Lacerta agilis und Anguis fragilis. Biolog. Centralbl. Bd. XXVII.

07. — Über die Rückensinnesorgane der Placophoren. Diese Zeitschrift. Bd. LXXXVIII.

08. — Über den Bau des Medianauges der Ostracoden. Diese Zeitschrift. Bd. XCI.

88. Ph. Owsjannikow, Über das dritte Auge bei Petromyzon fluviatilis, nebst einigen Bemerkungen über dasselbe Organ bei andern Tieren. Mémoires de l'Académie des Sciences, St. Pétersbourg. T. XXXVI.

94. A. Prenant, Les Yeux pariétaux accessoires d'Anguis fragilis. Sous le raport de leur Situation, de leur Nombre et de leur Fréquence. Bibliographie anatomique.
03. C. Rabl, Zur Frage nach der Entwicklung des Glaskörpers. Anatom. Anz. Bd. XXII.
86. H. Rabl-Rückhard, Zur Deutung der Zirbeldrüse (Epiphyse). Zoolog. Anz. Jahrg. IX.
91. B. Rawitz, Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Arch. f. Anat. und Physiol., Physiol. Abt.
05. W. Redikorzew, Über das Sehorgan der Salpen. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXXIV.
95. G. Retzius, Über den Bau des sogenannten Parietalauges von Ammocoetes. Biolog. Unters. N. F. Bd. VII.
94. W. E. Ritter, On the presence of a Parapineal Organ in Phrynosoma coronata. Anatom. Anz. Bd. IX.
89. W. Schewiakoff, Beiträge zur Kenntnis des Acalephenauges. Morphol. Jahrb. Bd. XV.
09. W. J. Schmidt, Über ein Nebenparietalauge bei Lacerta agilis. Anatom. Anz. Bd. XXXII.
09. — Beiträge zur Kenntnis der Parietalorgane der Saurier. Diese Zeitschr. Bd. XCII.
02. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
87. W. B. Spencer, On the presence and the structure of the Pineal Eye in Lacertilia. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXVII.
84. H. Strahl, Das Leydigsche Organ bei Eidechsen. Marburger Sitzungsber.
88. H. Strahl und E. Martin, Die Entwicklung des Parietalauges bei Anguis und Lacerta. Arch. f. Anatom. und Phys. Anatom. Abt.
99. F. K. Studnička, Über den feineren Bau der Parietalorgane von Petromyzon marinus. Sitzungsber. der k. Gesellsch. d. Wiss. in Prag.
05. — Die Parietalorgane. Lehrb. d. vergleich. mikroskop. Anatomie der Wirbeltiere von Oppel. 5. Teil.
02. R. Tigerstedt, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Leipzig.
96. N. D. Titoff, Zur Frage über die Funktion des Wurmfortsatzes vom Menschen. Moskau. (Russisch.)
08. E. Widmann, Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen. Diese Zeitschr. Bd. XC.
86. R. Wiedersheim, Über das Parietalauge der Saurier. Anatom. Anz. Bd. I.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnungen:

Au, Parietalauge;
Auh, Parietalaugenhöhle;
Auw, Parietalaugenwand;
Bg, Bindegewebe;
Bgp, Pigment des Bindegewebes;
Bgz, Bindegewebszellen;
bk, Basalkörperchen;
Bl, Blutgefäß;

C, Cornea;
Cab, Commissura aberrans;
Ch, Commissura habenularis;
Cp, Commissura posterior;
Ds, Dorsalsack;
Dsw, Dorsalsackwand;
Ep, Epidermis;
Epph, Epiphyse;
Epphh, Epiphysenhöhle;
Epphw, Epiphysenwand;
G, Gehirn;
Gh, Gehirnhöhle;
Gk, Glaskörper;
Gkz, Glaskörperzelle;
Gnh, Ganglion habenulae;
Gw, Gehirnwand;
Gz, Ganglienzelle;
Kn, Parietalknochen;
L, linke Seite;
Ln, Linse;
Lnh, Linsenhöhle;
Lnz, *Lnz*^{1}, Linsenzellen;
Lnzf, Linsenzellenfortsätze;
N, Nervenplexus;
Nepph, *Nepph*^{1}, *Nepph*^{2}, *Nepph*^{3}, Epiphysennerven;
Nf, Nervenfaser;
Nk, Neurilemmkern;
Np, *Np*^{1}, Parietalaugennerv;
Npv, Verdickung des Parietalnerven;
P, Pigment des Parietalauges;
Ph, Primärhöhle (Parietalauge u. Epiphyse);
Pn, Perineurium;
Pnk, Perineuriumkern;
Pr, Paraphyse;
Prh, Paraphysenhöhle;
Prw, Paraphysenwand;
Pz, *Pz*^{1}, Pigmentzellen;
R, rechte Seite;
Rt, Retina;
Rz, Sehzellen;
Rzf, Sehzellenfortsätze;
Sz, Epiphysensinneszellen;
Szf, Sinneszellenfortsätze;
Zz, Zwischenzellen.

Tafel III.

Fig. 1. *Lacerta agilis.* Embryo von 3 mm Länge. Sagittalschnitt. Kleinenbergsche Flüssigkeit. Boraxkarmin. Mallory. Apochrom. 2 mm. Ocul. 4. Die erste Anlage des Parietalauges und der Epiphyse.

Fig. 2. *Lacerta vivipara.* Embryo von 3 mm Länge. Querschnitt. Gilsonsche Flüssigkeit. Boraxkarmin. Blochmannsches Gemisch. Apochr. 2 mm. Oc. 4. Die erste Anlage der Epiphyse.

Fig. 3. *Lacerta vivipara.* Embryo von 3 mm Länge. Sagittalschnitt. Gilsonsche Flüssigkeit. Mallory. Apochr. 2 mm. Oc. 4. Primärhöhle des Parietalauges und der Epiphyse.

Fig. 4. *Lacerta vivipara.* Embryo von 4 mm Länge. Sagittalschnitt. Gilsonsche Flüssigkeit. Boraxkarmin. Blochmannsches Gemisch. Apochr. 2 mm. Oc. 4. Abschnürung des Parietalauges von der Epiphyse.

Fig. 5. *Lacerta vivipara.* Embryo von 4 mm Länge. Querschnitt. Gilsonsche Flüssigkeit. Boraxkarmin. Blochmannsches Gemisch. Apochr. 2 mm. Oc. 4. Parietalauge.

Fig. 6. *Lacerta muralis.* Embryo von 6 mm Länge. Sagittalschnitt. Sublimat. Boraxkarmin. Osmiumsäure. Holzessig. Obj. DD. Oc. 3. Parietalauge und Epiphyse.

Fig. 7. *Lacerta vivipara.* Embryo von 5 mm Länge. Querschnitt. Gilsonsche Flüssigkeit. Mallory. Apochr. 2 mm. Oc. 4. Parietalauge.

Fig. 8. *Lacerta vivipara.* Embryo von 7 mm Länge. Sagittalschnitt. Gilsonsche Flüssigkeit. Eisenhämatoxylin. Apochrom. 2 mm. Oc. 4. Bildung des Parietalnerven.

Tafel IV.

Alle Figuren sind in den Farben der Präparate wiedergegeben.

Sie beziehen sich auf die Embryonen von *Lacerta vivipara*. Fixierung — Gilsonsche Flüssigkeit. Färbung — Boraxkarmin. Blochmahnsches Gemisch.

Fig. 9. Embryo von 9 mm Länge. Zwei benachbarte Querschnitte kombiniert. Obj. DD. Oc. 3. Parietalauge und Parietalnerv.

Fig. 10. Embryo von 9 mm Länge. Zwei benachbarte Sagittalschnitte kombiniert. Obj. DD. Oc. 3. Parietalauge, Parietalnerv und Epiphyse.

Fig. 11. Embryo von 15 mm Länge. Zwei benachbarte Sagittalschnitte kombiniert. Obj. A. Oc. 3. Parietalauge und umgebende Organe. Die Pfeile *a*, *b*, *c*, *d* zeigen die Richtungen der auf Fig. 12, 13, 14, 15 abgebildeten Schnitte.

Fig. 12. Embryo von 15 mm Länge. Querschnitt. Obj. A. Oc. 3. Die Richtung des Schnittes ist auf Fig. 11 durch den Pfeil *a* angegeben.

Fig. 13. Embryo von 15 mm Länge. Querschnitt. Obj. A. Oc. 3. Die Richtung des Schnittes ist auf Fig. 11 durch den Pfeil *b* angegeben.

Fig. 14. Embryo von 15 mm Länge. Querschnitt. Obj. A. Oc. 3. Die Richtung des Schnittes ist auf Fig. 11 durch den Pfeil *c* angegeben.

Fig. 15. Embryo von 15 mm Länge. Querschnitt. Obj. DD. Oc. 3. Die Richtung des Schnittes ist auf Fig. 11 durch den Pfeil *d* angegeben.

Tafel V.

Fig. 16. *Lacerta muralis*. Embryo von 14 mm Länge. Sagittalschnitt. Sublimat. Boraxkarmin. Osmiumsäure. Holzessig. Obj. DD. Oc. 3. Parietalauge und Parietalnerv.

Fig. 17. *Lacerta muralis*. Embryo von 14 mm Länge. Sagittalschnitt. Sublimat. Boraxkarmin. Osmiumsäure. Holzessig. Apochr. 2 mm. Oc. 8. Ein Teil der Retinawand des Parietalauges.

Fig. 18. *Lacerta muralis*. Embryo von 14 mm Länge. Sagittalschnitt. Boraxkarmin. Osmiumsäure. Holzessig. Apochr. 2 mm. Oc. 8. Ein Teil der Parietalaugenhöhle.

Fig. 19. *Lacerta muralis*. Embryo von 14 mm Länge. Sagittalschnitt. Sublimat. Boraxkarmin. Osmiumsäure. Holzessig. Obj. DD. Oc. 3. Epiphyse.

Fig. 20. *Lacerta muralis*. Embryo von 20 mm Länge. Sagittalschnitt, Sublimat. Boraxkarmin. Blochmannsches Gemisch. Apochr. 2 mm. Oc. 8. Längsschnitt durch die Epiphysenwand.

Fig. 21. Dasselbe Präparat und dieselbe Vergrößerung wie Fig. 20. Querschnitt durch die Epiphysenwand.

Fig. 22. *Lacerta muralis*. Embryo von 20 mm Länge. Querschnitt. Sublimat. Mallory. Apochr. 2 mm. Oc. 4. Parietalauge.

Fig. 23. *Lacerta muralis*. Embryo von 25 mm Länge. Sagittalschnitt. Sublimat. Boraxkarmin. Blochmannsches Gemisch. Apochr. 2 mm. Oc. 4. Ein Teil des Parietalauges, des Parietalnerven und der Paraphyse.

Fig. 24. *Pseudopus Pallasii*. Erwachsenes Tier. Sagittalschnitt. Sublimat. Mallory. Obj. A. Oc. 3. Parietalauge.

Tafel VI.

Alle Figuren sind in den Farben der Präparate wiedergegeben.

Sie beziehen sich auf die erwachsenen Exemplare von *Lacerta agilis.* Fixierung: Sublimatessigsäure. Färbung: Boraxkarmin. Mallory.

Fig. 25. Zwei Sagittalschnitte kombiniert. Obj. A. Oc. 1. Parietalauge, Parietalnerv und umgebende Organe.

Fig. 26—29. Horizontalschnitte. Obj. C. Oc. 1. Querschnitte durch das Parietalauge. Hell konserviert.

Fig. 26. Cornea.

Fig. 27. Linse.

Fig. 28. Retina.

Fig. 29. Parietalnerv.

Fig. 30. Sagittalschnitt. Obj. DD. Oc. 3. Ein Teil der Epiphysenwand.

Tafel VII.

Alle Figuren sind in den Farben der Präparate wiedergegeben.

Sie beziehen sich auf die erwachsenen Exemplare von *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis.* Fixierung: Sublimatessigsäure. Färbung: Boraxkarmin. Mallory.

Fig. 31. *Lacerta agilis.* Hell konserviert. Sagittalschnitt. Obj. DD. Oc. 3. Parietalauge mit einem Teil des Parietalnerven.

Fig. 32. Ein Teil der Fig. 31. Apochr. 2 mm. Oc. 8. Ein Teil der Retinawand.

Fig. 33. *Lacerta agilis.* Dunkel konserviert. Sagittalschnitt. Apochr. 2 mm. Oc. 8. Ein Teil des Längsschnittes durch die Retina des Parietalauges.

Fig. 34—38. *Lacerta agilis.* Dunkel konserviert. Sagittalschnitt. Apochr. 2 mm. Oc. 8. Querschnitte durch die Retina des Parietalauges.

Fig. 34. Kerntragende Teile der Pigmentzellen.

Fig. 35. Nervenfaserschicht mit einer Ganglienzelle und zwei Sehzellkernen.

Fig. 36. Kerntragende Teile der Sehzellen und kernlose Teile der Pigmentzellen.

Fig. 37. Seh- und Pigmentzellen.

Fig. 38. Fortsätze der Sehzellen im Glaskörper.

Fig. 39. *Anguis fragilis.* Hell konserviert. Sagittalschnitt. Obj. DD. Oc. 3. Parietalauge mit einem Teil des Parietalnerven.

Fig. 40. *Anguis fragilis.* Längsschnitt durch die Linse des Parietalauges. Obj. DD. Oc. 3.

Fig. 41. *Anguis fragilis.* Dunkel konserviert. Sagittalschnitt. Apochr. 2 mm. Oc. 8. Ein Teil des Längsschnittes durch die Retina des Parietalauges.

Tafel VIII.

Fig. 42. *Lacerta agilis.* Erwachsenes Tier. Sagittalschnitt. Sublimatessigsäure. Boraxkarmin. Mallory. Obj. A. Oc. 3. Ein Teil des Zwischenhirndaches mit der Eintrittsstelle des Parietalnerven.

Fig. 43. *Lacerta muralis.* Embryo von 25 mm Länge. Sagittalschnitt.

Hermannsche Flüssigkeit. Safranin. Apochr. 2 mm. Oc. 4. Dorsaler Teil der Commissura habenularis und Eintrittsstelle des Parietalnerven.

Fig. 44, 45. *Lacerta muralis.* Embryo von 25 mm Länge. Zwei nacheinander folgende Sagittalschnitte. Hermannsche Flüssigkeit. Safranin. Apochr. 2 mm. Oc. 4. Teile der Commissura habenularis und der Commissura posterior mit Epiphysennerven.

Fig. 46. *Lacerta agilis.* Erwachsenes Tier. Querschnitt durch den Parietalnerv. Sublimatessigsäure. Boraxkarmin. Mallory. Apochr. 2 mm. Oc. 8.

Fig. 47. *Lacerta muralis.* Erwachsenes Tier, nach einem längeren Verbleiben in Gefangenschaft. Sagittalschnitt. Sublimat. Boraxkarmin. Dahlia. Obj. A. Oc. 3. Parietalauge.

Fig. 48, 49. *Lacerta agilis.* Erwachsenes Tier. Horizontalschnitt. Hell konserviert. Sublimatessigsäure. Boraxkarmin. Osmiumsäure. Holzessig. Apochr. 2 mm. Oc. 12. Ein Teil des Längsschnittes durch die Retinawand. Fortsätze der Sehzellen.

Beiträge zur Histologie der Rädertiere.

(Eosphora, Hydatina, Euchlanis, Notommata.)

Von

Gustav Hirschfelder.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Rostock.)

Mit 9 Figuren im Text und Tafel IX—XIII.

Wohl keine Klasse des Tierreichs hat sowohl hinsichtlich ihrer Einreihung in das System als auch ihrer eignen Klassifikation größere Wandlungen durchgemacht, wie die der Rotatorien, ohne daß damit eine definitive Entscheidung erreicht worden wäre. Wenn auch diese Unsicherheit zu einem großen Teil durch die isolierte Stellung jener Tiergruppe und den Mangel verbindender Zwischenglieder begründet wird, so trägt doch anderseits auch unsre ungenügende Bekanntschaft mit der Organisation der Rotiferen einen wesentlichen Teil der Schuld. Ganz abgesehen von unsern geringen entwicklungsgeschichtlichen Kenntnissen, behandelt die überwiegende Mehrzahl der bisherigen Untersuchungen nur die gröberen Verhältnisse des Rotatorienkörpers, so daß der feinere histologische Aufbau der Organe nur sehr vereinzelte Berücksichtigung gefunden hat. Ohne den Wert histologischer Details zu überschätzen, sind diese doch für das Verständnis gewisser Organsysteme (Nervensystem, Sinnesorgane, Drüsen, Geschlechts- und Excretionsapparat) unbedingt erforderlich und sind ferner indirekt imstande, uns gelegentlich wichtige Fingerzeige in systematischer Beziehung zu liefern.

Da die einzige Möglichkeit, tiefer als bisher in die Histologie der Rädertierorganisation einzudringen, in der Anwendung der Schnittmethode liegt, der aber für unsre Klasse so erhebliche Schwierigkeiten entgegenstehen, daß sie aus diesem Grunde nur relativ selten benutzt wurde, so galt es vor allen Dingen, dieser Schwierigkeiten Herr zu werden und ferner geeignetes Material zu erlangen.

Leider ist nun, wie sich bereits gelegentlich der Untersuchungen Tessins (41) gezeigt hat, Rostock überhaupt kein günstiger Ort für Rotatorienstudien, und so hatte auch ich ganz außerordentliche Mühe, ein passendes Material zusammenzubringen. Von *Hydatina senta*, die mir ihrer Größe wegen besonders erwünscht gewesen wäre, waren nur etwa 20 Exemplare aufzutreiben. Etwas reichlicher, doch immer noch in einer deprimierenden Spärlichkeit, die durch einen erhöhten Zeitaufwand kompensiert werden mußte, trat mir eine andre geeignete Species, *Eosphora digitata* Ebg., entgegen, die mein hauptsächlichstes Untersuchungsobjekt bildet. Ihr nicht häufiges Vorkommen verhinderte ein ausgedehntes Studium des lebenden Tieres, weil ich kein Exemplar für Konservierungsversuche und die Vorbereitung zum Schneiden missen mochte. So kam es, daß die Totalbilder nach abgetöteten Objekten angefertigt wurden, wobei der ganze Excretionsapparat ignoriert werden mußte. Außer den genannten wurden auch *Euchlanis dilatata* Ldg. und *Notommata aurita* Ebg. zur Untersuchung herangezogen. Von all den Rädertierformen, die mir begegnet sind, sollen nur noch die Gattungen *Actinurus* und *Conochilus* genannt werden, weil sie Tessin (41) in seiner Arbeit über die »Rotatorien der Umgegend von Rostock« nicht aufgeführt hat.

Hinsichtlich des Stoffes ist zu bemerken, daß, abgesehen von einigen biologischen Bemerkungen, von *Eosphora* Räderapparat, Nervensystem, Sinnesorgane, retrocerebraler Apparat und Muskulatur mit möglichster Genauigkeit geschildert werden sollen, während andre Organsysteme, wie Geschlechtsapparat, Excretionssystem und Fuß, die nicht so eingehend studiert wurden, in einem orientierenden Abschnitt über die »Körperform und Organe« wenigstens eine kursorische Behandlung finden. Die Beobachtungen an *Hydatina*, *Euchlanis* und *Notommata* werden am Schlusse der Arbeit unter entsprechenden Überschriften mitgeteilt.

Um ein möglichst vollkommenes Bild von *Eosphora* zu liefern, habe ich 17 aufeinander folgende Querschnitte einer selten schönen Serie, gewissermaßen einer »Leitserie«, reproduziert, die durch Frontal- und Sagittalschnitte, ferner durch Separatzeichnungen ergänzt wird. Lediglich um Zeit und Platz zu sparen, wurde bei vielen Schnitten von der Wiedergabe ihrer ganzen Ausdehnung Abstand genommen, aber nur dann, wenn die vernachlässigten Partien nichts besonders Erwähnenswertes zeigten.

Methoden der Untersuchung.

Bei der Untersuchung so winziger und dabei so kompliziert gebauter und so außerordentlich contractiler Objekte, die überdies noch durch ihre Cuticula dem Eindringen vieler Reagenzien einen erheblichen Widerstand entgegensetzen, spielt natürlich die Methodik der Untersuchung eine sehr wichtige Rolle.

Die Lebenduntersuchung diente hauptsächlich zur Beobachtung des sogenannten »retrocerebralen Sackes« nach Vitalfärbung mit Neutralrot, die von Beauchamp (5) angegeben wurde. Ich gebrauchte eine Lösung von 1 : 50 000, die mit den Tieren zwischen zwei Deckgläser gebracht wurde. Nach kurzer Zeit klemmte ich die Objekte durch Andrücken eines mit Wachsfüßchen versehenen Deckglases fest und studierte sie. Ferner gab die Untersuchung des lebenden Materials Aufschluß über die Funktion der Kauer und erleichterte dadurch das Verständnis für ihre Anatomie wesentlich. Imprägnationen mit Methylenblau hatten einen negativen Erfolg. Das Zieglersche Kompressorium legte ich bald wieder weg. Ganz abgesehen davon, daß sich kleinere Formen nur schwer genügend festpressen lassen, haftet ihm hauptsächlich der Nachteil an, daß es keine seitliche Verschiebung zwecks Rollung der Tiere zuläßt.

Die erste Aufgabe, die bei der Konservierung zu lösen ist, besteht darin, die Tiere so zu beeinflussen, daß sie sich in einem gut ausgestreckten Zustande abtöten lassen.

Die bekanntesten und auch am meisten zu diesem Zweck verwandten Betäubungsmittel sind wohl das Webersche Kokain (1 : 50) und das Rousseletsche Gemisch (Coc. hydrochl. 2 % 3 T., Alkoh. 90 % 1 T., Wasser 6 T.), von denen man dem die Tierchen enthaltenden Gefäß in Abständen von einigen Minuten je ein paar Tropfen (etwa 3) zusetzt. Die beizufügende Gesamtmenge des Narkotikums richtet sich natürlich nach der Menge des die Exemplare umgebenden Wassers. Im allgemeinen wird für einen zur Hälfte mit Wasser angefüllten Glasblock ein insgesamter Zusatz von sechs bis neun Tropfen genügen. Die Wirkung, die sich durch reaktionsloses Liegenbleiben der Tiere am Boden des Gefäßes kundgibt, tritt nach 1 oder häufiger $1^1/_2$—2 Stunden ein, während welcher Zeit Erschütterungen des Behälters, die häufig einen Mißerfolg nach sich ziehen, tunlichst zu vermeiden sind. Erwähnenswert ist vielleicht, daß die jüngeren Tiere in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle der Narkose länger widerstehen als ältere.

Von Beauchamp (4) wurde vor einiger Zeit ein Gemisch angegeben, (Coc. hydrochl. 1 g, reiner Methylalkohol 10 ccm, Aq. dest. 10 ccm), das dem Rousseletschen sehr ähnlich ist[1] und größere Beachtung verdient. Sein hauptsächlicher Vorzug vor den beiden obengenannten Mitteln besteht darin, daß es in wesentlich kürzerer Zeit wirkt als jene und daß Erschütterungen während der Narkose meist ohne nachteiligen Einfluß bleiben. Natürlich erreicht man auch mit diesem Betäubungsmittel nicht ausnahmslos gute Resultate. Ich suchte mich vor endgültigen Mißerfolgen dadurch zu schützen, daß ich die Tiere, die bei Eintritt der Narkose nicht gut gestreckt waren, in reines, sauerstoffreiches Wasser brachte, worin sie sich nach einer gewissen Zeit meist wieder erholten. Die Betäubung wurde dann zum zweiten, eventuell auch dritten Male vorgenommen; dabei stellte sich die merkwürdige Tatsache heraus, daß solche Tiere, deren erste Narkose mißglückt, auf eine weitere nur sehr selten nach Wunsch reagieren.

Als Fixierungsmittel wurde von dem französischen Forscher Osmiumsäure angegeben, und ich mußte die unangenehme Erfahrung machen, daß die Tiere häufig noch fähig waren, sich zu kontrahieren oder zu flektieren, wenn nach Verlauf einer für Verwendung von Osmiumsäure durchaus genügenden Betäubungszeit, andre Reagenzien zugesetzt wurden, die weniger rasch eindringen als jenes. Man sollte meinen, den Übelstand leicht beseitigen zu können, indem man ganz einfach die lähmende Flüssigkeit länger einwirken läßt; aber dabei passierte es mehr als einmal, daß bei längerer als halbstündiger Ausdehnung der Narkose, öfters auch schon nach 20 Minuten, die zuvor gut gestreckten Tiere sich plötzlich zusammenzogen. Im allgemeinen war ich mit der Methode recht zufrieden, folgendermaßen, fast streng nach Vorschrift verfahrend.

Die Objekte wurden in ein Gefäß mit $1^1/_2$ ccm Wasser gebracht, diesem zwei Tropfen des Narkotikums zugesetzt und das Ganze durch schwache, mit der Pipette hervorgerufene Strömungen vermischt. In summa kamen meist sechs, seltener acht Tropfen der betäubenden Flüssigkeit zur Verwendung, und zwar je zwei Tropfen in Abständen von 5 Minuten. Nachdem die Tiere unbeweglich am Boden lagen oder auch nur noch ganz geringe Bewegungen ausführten, d. h. nach Verlauf von 13—17 Minuten, wurde ein Tropfen 1 %ige Osmiumsäure zugesetzt und diese sofort mit dem übrigen Inhalt des Glases gemischt. Nach 10 Minuten wurden die Objekte in destilliertes Wasser übergeführt, worin sie unter öfterer Erneuerung desselben etwa 5 Stunden verblieben, um dann zum beliebigen Gebrauch in einer 2 %igen Formollösung (98 T. Wasser und 2 T. 40 %iges Formalin) aufgehoben zu werden. Die so behandelten Tiere eignen sich in schöner Weise zu Totalpräparaten, und zwar halte ich es für das beste, sie ohne weitere Tinktion in eine 2 %ige Formollösung zwischen zwei durch Wachsfüßchen getrennte Deckgläser einzuschließen, die mit einem Paraffin- und Lackrand zu umgeben sind.

---

[1] Wie ich später ersah, hat schon Masius (32, S. 652) nach Coris Angabe ein Gemisch von Methylalkohol, Wasser und Kokain »en solution étendue« mit sehr gutem Erfolg angewandt.

Beauchamp erzielte auch mit Stovain (1 : 100), über das ich keine Erfahrung besitze, bei einigen Formen ausgezeichnete Resultate (3, S. CCXXVI Anm. und 4, S. XXXII). Derselbe Autor hat noch eine besonders günstig auf Vorticellen wirkende Methode veröffentlicht, die sich als Anästhetikum der Alkoholdämpfe bedient. Sie soll auch bei einigen Rotatorien sehr angebracht sein (Sur la fixation à l'état d'extension des animalcules contractiles et spécialement des Vorticelles. Bulletin de la Société zoologique de France. Vol. XXIX. 1904).

Das Zograffsche Rezept ziehe ich der gewöhnlichen Osmiumbehandlung nicht vor. Es mag jedoch sein, daß es bei durchsichtigeren Formen Besseres leistet. Nach Betäubung der Tiere mit dem Beauchampschen Gemisch ließ ich $^1/_4$ %ige Osmiumsäure 3 Minuten lang einwirken, überführte die Objekte auf 4 Minuten in rohen, im Verhältnis 1 : 10 mit Wasser verdünnten Holzessig, um sie nach reichlicher Wässerung in Glyzerin oder Formol aufzuheben.

Die osmierten Tiere sind gegen Alkohol sehr empfindlich und nur selten gelingt es, sie in einem brauchbaren Zustande bis zum Balsam zu bringen. Auch ein Einschluß in reines oder zur Hälfte mit Wasser verdünntes Glyzerin stößt häufig auf Schwierigkeiten. Etwas andres ist es bei Verwendung von Tieren, die nach einer der weiter unten für Schnittpräparate empfohlenen Methoden, besonders mit Pikrinchromsäure, behandelt wurden. Sie kann man ruhig durch die Alkohole führen und in Balsam aufheben, ohne erheblichere Schrumpfungen befürchten zu müssen, hauptsächlich dann, wenn man beim Wechseln der Alkohole etwas vorsichtig ist und das Nelken- bzw. Cedernholzöl langsam zufließen läßt. Ich hielt mir davon sechs Mischungen vorrätig, die einen verschiedenen Prozentsatz Alc. abs. enthielten und die ganz allmählich zugesetzt wurden. Es resultieren sehr hübsche Totalbilder, die in vielen Fällen einen weit tieferen Einblick ermöglichen als Osmiumpräparate und noch den Vorteil bieten, die Objekte lange Zeit hindurch rollen zu können. Ganz allgemein sei hier bemerkt, daß auf Tiere, die zu Totalpräparaten verarbeitet werden sollen, sämtliche Farbstoffe nur in stark verdünntem Zustande einwirken dürfen.

Über die Dauer der Einwirkung kann allein die mikroskopische Beobachtung entscheiden. Es ist ratsam, stets etwas zu überfärben und das Zuviel mit einer Spur von dem Wasser bzw. Alkohol zugefügter Salzsäure zu beseitigen.

Allen Betäubungsmitteln haftet der Übelstand an, daß ihre Verwendung zeitraubend ist und daß sie auf die einzelnen Individuen nach verschieden langer Dauer wirken. Dies kann sich bei gleichzeitiger Behandlung mehrerer Tiere dadurch sehr unangenehm bemerkbar machen, daß, während die einen Exemplare noch ungenügend betäubt sind, andre vielleicht schon abstarben, wobei natürlich Kunstprodukte entstehen können. Ich sah mich deshalb nach Mitteln um, die eine gute Massenabtötung zulassen, und probierte unter anderm auch heiße Flüssigkeiten, die ja schon seit langer Zeit auch bei Rotatorien Verwendung finden. Das Resultat, das mich sehr befriedigte, ist abhängig von dem Hitzegrad. Es ist ja nur selbstverständlich, daß bei Überschreitung einer gewissen Temperaturgrenze die feinere Struktur der Gewebe zerstört werden muß, und daß andernteils ungenügend erwärmte Reagenzien keine völlige Streckung der Tiere ergeben. Ausgedehnte Versuche ließen mich erkennen, daß auf 68—70° Celsius erwärmte Flüssigkeiten im allgemeinen zufriedenstellend wirken. Ich brachte das Fixierungsmittel zusammen mit einem Thermometer in ein Reagenzglas und erhitzte es unter andauerndem Schütteln auf den angegebenen Grad. Die Flüssigkeit wurde dann dem die Objekte enthaltenden Glasblock, der mit einer reichlichen Bodendecke Wassers angefüllt war, schnell zugesetzt.

Es lag nun sehr nahe, diese Methode mit einer der oben genannten zu kombinieren, und in der Tat erwies sich eine kurz (etwa 3 Min.) währende, vorherige Einwirkung von zwei bis drei Tropfen z. B. des Weberschen Kokains als recht nützlich. Dabei scheint sein günstiger Einfluß hauptsächlich darin zu bestehen, daß es die Tiere nach einem kurzen Kontraktionsstadium zu ausgiebigen Bewegungen veranlaßt. *Eosphora* z. B. hat häufig die Eigenschaft, beim Transport von einem Gefäß in ein andres hier eine Zeitlang kontrahiert liegen zu bleiben. Diesen Zustand beseitigt das Kokain, und es ist verständlich, daß das Überraschen ausgestreckter Tiere mit heißen Medien sicherer wirkt, als wenn man nur kontrahierte Tiere vor sich hat, doch unterliegt die Erscheinung, daß einfaches Erwärmen Rotatorien in einen ausgestreckten Zustand versetzen kann, gar keinem Zweifel. Es wurde in so und soviel Fällen festgestellt, daß vorher gänzlich zusammengezogene Tiere bei Verwendung heißer Füssigkeiten und ohne Kokainzusatz in tadellosester Weise abgetötet wurden. Daß der Erfolg hier weniger von dem Reagens als von der Wärmewirkung selbst herrührt, beweist das Verhalten z. B. von *Hydatina*, von der man nach einfachem Übergießen mit heißem Wasser, einer schnell eintretenden Färbung und Einschluß in 2 %ige Formollösung recht hübsche Präparate erzielt.

Immerhin ist beim Gebrauch warmer Reagenzien Vorsicht geboten, will man nicht gelegentlich das Opfer einer Täuschung sein. Es ist daher stets notwendig, zur Kontrolle auch Fixierungen mit kalten Flüssigkeiten vorzunehmen[1].

Zur Erzielung guter Schnittpräparate wurden im Laufe der Zeit über 70 Methoden angewandt, deren Aufzählung mit ihren mehr oder minder günstigen Ergebnissen zu weit führen würde. Ich will nur erwähnen, daß sonst bewährte Methoden, wie die KODIsche und MALLORYsche, sowie die HEIDENHAINsche Färbung, mehr oder weniger versagten, jedenfalls in keiner Weise einen Vergleich aushielten mit Präparaten, die auf folgende Weise gewonnen wurden.

Die mit größeren oder geringeren Mengen der WEBERschen Kokainlösung vorbehandelten Tiere wurden mit kalter bzw. heißer Pikrinchromsäure nach FOL (Gesättigte wässerige Pikrinsäure 10 T., 1 %ige Chromsäure 25 T., Wasser 65 T.) übergossen und die Säure nach 3 bis 5stündiger Einwirkung mit erwärmtem Wasser (70—75° C) ausgewaschen. Nach dessen Erkalten sind die Tiere kurze Zeit (etwa 10 Min.) in 50 %igen und auf 24 St. in 70 %igen mehrfach erneuerten Alkohol überzuführen und in 95 %igem Alkohol aufzuheben. Allerdings ergaben die besten Präparate jene Tiere, die nicht längere Zeit in diesem Alkohol gelegen hatten, sondern gleich verarbeitet wurden.

Die geschilderte Fixierung hat auch den Vorteil, die äußere Form der Objekte sehr schön zu erhalten und ihre direkte Überführung aus einem Alkohol in den nächst höheren zu erlauben, ohne wesentliche Schrumpfungen aufkommen zu lassen. Sicherlich wird die beste Tinktion durch das Hämatoxylin nach EHRLICH erreicht, das ich zur Vorfärbung meist in unverdünntem Zustande etwa 3 Stunden einwirken ließ. Nach reichlichem Auswaschen wurden die Tiere entwässert, eingebettet und geschnitten. Eine eventuell notwendige Nachfärbung kann manchmal, hauptsächlich wenn die Tiere länger in Alkohol aufbewahrt wurden, recht langwierig sich gestalten. Ich erzielte besonders distincte Färbungen, indem ich zunächst etwas überfärbte und dann den überschüssigen Farbstoff mit salzsaurem 70 %igen Alkohol (1 : 1000) wieder auszog. Nach guter Wässerung erfolgte eine Plasmafärbung mit Orange G, die nicht genug empfohlen werden kann, und die übliche weitere Behandlung.

---

[1] Die eine Streckung bewirkenden Mittel beeinflussen die verschiedenen Species in verschieden vorteilhafter Weise. Es will mir scheinen, daß im allgemeinen bei den Loricaten (ich habe Erfahrung mit *Euchlanis* und *Brachionus*) eine Narkose der Hitze vorzuziehen ist.

Diese Methode ergibt, aber natürlich nicht ohne Ausnahme, wunschlos schöne Präparate, und ihr steht die Behandlung mit Pikrinessigsäure nach BOVERI (Gesättigte wässerige Pikrinsäure 100 T., Eisessig 3 T., Wasser 200 T.) nur wenig nach. Andre Acid. acet. enthaltende Reagenzien, z. B. auch die Sublimatessigsäure, lassen das Plasma zu grobkörnig gerinnen und sind deshalb ungeeignet. Im Falle der Anwendung des BOVERIschen Rezeptes wurde nach dreistündiger Einwirkung der Säure tropfenweise 50 %iger, dann 70 %iger Alkohol zugesetzt, in welch letzterem die Tiere 24 Stunden verblieben. Als Farbstoff kann ich hier Alaunkarmin nach P. MAYER und besonders Boraxkarmin als Stückfärbung empfehlen. Sollte einmal die Tinktion der Schnitte ungenügend sein, so können nur Alaunkarmin, Hämatoxylin oder von Anilinfarben speziell das Gentianaviolett benutzt werden. In jedem Falle ist eine nachträgliche Kontrastfärbung mit Orange G von Nutzen.

Betreffs der narkotisierten Tiere ist noch zu bemerken, daß es angebracht ist, sie vor der Fixierung in reines Wasser zurückzubringen (die 2—3 Tropfen Kokain, deren Zusatz bei Verwendung von heißen Medien weiter oben angeraten wurde, erheischen ein solches Vorgehen nicht), da Kokain mit den gebräuchlichen Konservierungsflüssigkeiten (Pikrinsäure, Sublimat, Chromsäure) einen weißen Niederschlag gibt, der störend wirkt, wenn er sich auch später in Alkohol wieder löst.

Objekte, die bei der Narkose verunglückt sind, lassen sich noch recht wohl zu Präparaten vom Kauapparat verwenden, der am besten mit Hilfe von Kalilauge isoliert wird.

Ich empfehle also bei der Konservierung in folgender Weise zu verfahren:

1) Narkose:
   a. Bei nachfolgender Osmiumbehandlung: Das BEAUCHAMPsche Gemisch;
   b. bei der mit andern Reagenzien: Die WEBERsche Kokainlösung oder die Verwendung heißer Flüssigkeiten.

2) Schnittpräparate:
   a. Pikrinchromsäure und Färbung mit Hämatoxylin EHRLICH — Orange G;
   b. Pikrinessigsäure und Färbung mit Borax- oder Alaunkarmin — Orange G.

3) Totalpräparate:
   a. 1 %ige Osmiumsäure nach BEAUCHAMP und Einschluß in 2 %iges Formol;
   b. die sub 2) erwähnten Mittel, besonders Pikrinchromsäure, und auch Tinktionen mit Pikrokarmin, Bordeaux R oder Ammoniakkarmin und Einschluß in Balsam.

1. *Eosphora digitata* Ebg.

Die Bestimmung stieß auf große Schwierigkeiten, und da ich trotz aller Bemühungen nicht ganz ins reine kommen konnte, so schickte ich auf Anraten von Herrn Dr. E. F. WEBER (Genf) einige Exemplare an Herrn ROUSSELET nach London, dem ich auch an dieser Stelle für seine liebenswürdige Unterstützung meinen wärmsten Dank aussprechen möchte. Herr ROUSSELET schwankte zuerst zwischen *Eosphora elongata* Ebg. und *Eosphora digitata* Ebg., entschied sich dann aber für letztere. Er war auch so freundlich, mir einige seiner vortrefflichen Präparate zu übermitteln. Eins von diesen betraf eine *Eosphora digitata*, die BILFINGER (9, S. 115) in Württemberg gefunden hat und die mit meiner, soweit sich feststellen ließ, vollkommen übereinstimmt.

EHRENBERG (14, S. 451) hat die Gattung *Eosphora*, deren Hauptcharakteristikum er in der Anwesenheit von drei Augen, eines Nackenauges und zweier Stirnaugen, sieht, mit vier Species aufgestellt, die sich bis jetzt behauptet haben. Vor Zeiten schuf SCHMARDA (36) noch eine Art, *Eosphora caribaea*, von der man meines Wissens seither nichts mehr gehört hat, außer daß sie ungenau beschrieben sei. Auch STENROOS (39, S. 136) versuchte die Gattung um eine Form, *Eosphora viridis*, zu bereichern, die aber nach WEBER (43, S. 483) identisch ist mit *Eosphora aurita* Ebg. BERGENDAL (8, S. 93) fand einige Eosphoren, über deren Diagnose er sich nicht klar werden konnte.

Wenn ich nun mit einigen wenigen Worten die Literatur über *Eosphora digitata* Ebg. anführe, so übergehe ich alle die Autoren, die jene Species in faunistischen Arbeiten nur genannt haben.

Nach EHRENBERG (14, S. 452) finden wir unsre Art bei DUJARDIN (12, S. 650) unter dem Genus *Furcularia* — die Gattung *Eosphora* hat er gestrichen — wieder. Bartsch (2, S. 339) beschreibt die Art in groben Zügen und schlägt für sie die Bezeichnung *Notommata digitata* vor. Eyferth (15, S. 82) nennt unser Tierchen und macht darauf aufmerksam, daß es wohl kaum sicher von *Eosphora elongata* Ebg. zu trennen sei. Auch Tessin (41, S. 145) hat es bei Rostock gefunden und teilt einige Beobachtungen mit. Derselbe Autor (40) beschäftigt sich in einer andern Arbeit hauptsächlich mit seiner Entwicklung. Die Figur und kurze Charakterangabe bei Hudson und Gosse (25, S. 27) basieren nicht auf eigner Anschauung. Etwas näher geht Weber (43, S. 483) auf unsre Species ein und unterstützt seine Darstellung durch eine Zeichnung. In neuerer Zeit hat sich noch Beauchamp (3, S. CCXXV) in dankenswerter Weise mit *Eosphora digitata* abgegeben. Er gibt zwei Bilder der vorderen Körperregion und beschreibt und reproduziert auch das Männchen, das vor ihm Rousselet (35, S. 176) wohl gesehen, aber nicht weiter beachtet hat.

Wenn sich Beauchamp für die Identität des von Eckstein (13) und Gosse (25) dargestellten *Triophthalmus dorsualis*, das sie irrtümlicherweise für die gute Ehrenbergsche Art hielten, mit der jugendlichen *Eosphora digitata* ausspricht, so kann man ihm nur beistimmen. Auch mir haben zuerst die drei Körnerhaufen, die der jungen *Eosphora* im Nacken sitzen, Augen vorgetäuscht, bis ich mich von ihrer vergänglichen Natur und der vollkommen gleichen Organisation des angeblichen *Triophthalmus* und der erwachsenen *Eosphora* überzeugt habe. Letztere wird von dem französischen Autor auch noch in einer vergleichenden Arbeit über den Räderapparat berücksichtigt (7, S. 22).

I. Körperform und Organe.

Die äußere Form von *Eosphora digitata* ist, wie ein Blick auf Fig. 1 (Taf. IX) zeigt, recht elegant. Der ziemlich quer abgeschnittene Kopf (*Ko*), der im Leben oft einen gelblichen Ton besitzt, trägt den Räderapparat (*Ro*), ein sowohl zur Herbeistrudelung der Nahrung, als auch zur Fortbewegung dienendes Wimperorgan, und verjüngt sich in einen wohlausgeprägten Halsabschnitt (*Ha*). Dieser setzt sich in den sanft anschwellenden Rumpf (*Ru*) fort, der, wenn man einige feine Ringmuskeln wirklich als Muskeln erkennt, niemals eine deutliche Segmentierung aufweist. Der Rumpf verschmälert sich erheblich nach hinten und geht in den mit zwei Zehen (*Ze*) endigenden sogenannten Fuß (*Fu*) über. Die dorsale Fläche des Tieres (Fig. 2) ist in der Rumpfregion stark gerundet, während die ventrale gar keine oder doch nur eine geringe Wölbung erkennen läßt. Die durchschnittliche Größe des ausgewachsenen Tieres beträgt, vom Kopf bis zu den Zehen gemessen, 0,4 mm.

Der ventral am Kopf gelegene Mund (Fig. 2 *O*) führt in den allen weiblichen Rotatorien eigentümlichen Mastax oder Kaumagen (Fig. 1 *ma*), der zum Teil dorsal vom Gehirn (*Ce*) überlagert wird. Aus dem Mastax gelangt die zerkleinerte Nahrung durch einen Oesophagus (*Oe*) in den eigentlichen Magen (*Ma*), dessen vorderer Partie rechts und links je eine längliche Magendrüse (*Mdr*) angeheftet ist. Die unverdaulichen Speisereste werden durch den Enddarm (*Re*) nach außen entfernt.

Das umfangreichste Organ stellt der Geschlechtsapparat dar, an dem man einen Dotterstock und einen Keimstock unterscheiden kann. Das, was einem durch seine Größe imponiert, ist der Dotterstock (*Do*), während der oft schwer nachweisbare Keimstock nur eine ganz geringe Ausdehnung besitzt. Der Dotterstock liegt ventral vom Darm, kann aber an Umfang derart zunehmen, daß er sich dorsal über den Magen herumschlagen muß. Ich habe Tiere gesehen, deren riesig entwickelter Dotterstock sich mit einem Lappen bis zum Gehirn erstreckte. Der Dotterstock ausgewachsener Exemplare stellt, im Gegensatz zu den meisten Literaturangaben, kein reines Syncytium dar. Ich konnte beliebig oft, sogar bei Tieren, die auf der höchsten Höhe der Geschlechtsreife standen, auf Schnitten einige wohlausgebildete und recht scharfe Zellgrenzen wahrnehmen. Jede Zelle enthielt dann einen der bekannten Kerne, deren große Nucleoli manchmal die merkwürdigsten Umrisse annehmen. Sie können, was gelegentlich auch schon auf Totalpräparaten sichtbar wird, in zwei oder mehrere Portionen zerfallen, aber erst Schnitte zeigen die mit den Kernkörpern vorgehenden Veränderungen deutlich. Es entstehen Bilder, die zum Teil mit den von TESSIN (40) veröffentlichten übereinstimmen. Da trifft man neben wohlumgrenzten und homogenen Nucleolen andre mit zackigem, zerfressenem Rande oder solche, bei denen die Zerstörung weniger an der Peripherie als in der mittleren Partie begonnen hat. Die Folgen sind zuerst kleine, muldenförmige Vertiefungen, die immer tiefer und schließlich zu Löchern werden. Mit andern Worten: Die Nucleoli zerfallen allmählich, was schon LENSSEN (27, S. 434) bei *Hydatina senta* für wahrscheinlich hält, und ihre Substanz teilt sich dem Dotter mit.

Wie der Übertritt des Vitellus aus dem Dosterstock in das sich entwickelnde Ei vonstatten geht, darüber sind die Meinungen noch verschieden. Auch in dieser Frage scheint mir Lenssen das Richtige getroffen zu haben. Er leugnet einen Übertritt auf dem Wege der Diosmose, wie es bis jetzt meist angenommen wurde, und behauptet, daß eine direkte Verbindung zwischen Dotterorgan und dem in Bildung begriffenen Ei temporär bestehe. Entweder soll der Dotterstock einen Fortsatz in das jugendliche Ei hineinsenden, der sich dann an seinem Ende öffnet und den Dotter entleert, oder aber Dotterstock und Ei verschmelzen so innig, daß eine Unterscheidung beider überhaupt nicht mehr möglich ist.

Bei *Eosphora* verhält es sich etwas anders, und zwar wird, wie man auf Schnitten feststellen kann, in einem gewissen Stadium die Begrenzung des Eies eine Strecke weit undeutlich, so daß an dieser Stelle eine Trennung zwischen dem letzteren und dem Dotterstock nicht mehr zu sehen ist. Es tritt also kein Fortsatz, aber auch keine restlose Verschmelzung beider auf, wie sie nach Lenssen bei *Hydatina* möglich ist, sondern man kann, abgesehen von einer Zone, immer gut wahrnehmen, wo das Ei anfängt und der Dotterstock aufhört.

Sehr wahrscheinlich kommt es zu einer chemischen Umsetzung eines Teiles der Vitellinsubstanz nach ihrem Eintritt in das junge Ei. In ihm findet man nämlich, vermischt mit der im wesentlichen körnigen und sich mit Hämatoxylin blau tingierenden Dotterstocksubstanz, zahlreiche verschieden große Schollen, die bedeutende Affinität zu Orange G besitzen und im Dotterorgan immer nur ganz vereinzelt auftreten. Die blau und gelb gefärbten Elemente sind direkt unter der strukturlosen Dotterhaut dichter als sonst angeordnet, so daß ein gleichmäßig breiter Streifen entsteht.

Der Eikern ist in dem geschilderten Stadium groß und bläschenförmig und sehr chromatinarm. Außer dem umfangreichen, dicht granulären Nucleolus, der sich mit Hämatoxylin-Orange G braungelb färbt, sind nur noch ein paar ganz kleine Chromatinkörnchen vorhanden.

Es wurde vorher auf den allmählichen Zerfall der Dotterstockkerne hingewiesen. Da man nun im Dotterstock aller Rädertiere zu jeder Zeit eine größere Anzahl von Kernen vorfindet, eine Zahl, die sogar bei manchen Formen — und wahrscheinlich auch bei der vorliegenden — konstant acht betragen soll, so müssen alle oder ein Teil der in Verlust geratenen Nuclei wieder ersetzt werden. Wo ist ihre Bildungsstätte zu suchen? Zum Dotterstock gehört noch ein bisher unbeachtet gebliebenes Organ, das ebenso wie das Ovar aus embryonalen Zellen zu bestehen scheint. Seine Elemente sind im Vergleich zu denen des Keimlagers durchschnittlich bedeutend größer und schärfer und unregelmäßiger begrenzt. Ihm schreibe ich die Produktion neuer Dotterzellen zu.

Der massige, ventralwärts gebeugte Fuß (Fig. 1 u. 2 *Fu*) besteht aus vier, fernrohrartig ineinander verschiebbaren Gliedern, die aber nicht immer alle deutlich abgesetzt sind. Das erste Glied, und manchmal auch noch ein Teil des zweiten, wird dorsal von der hinteren, abgerundeten Rumpfpartie überdacht, die WEBER (43, S. 484) als »appendice caudal« bezeichnet. Das ist nicht angebracht, denn es handelt sich nicht um einen besonderen Anhang, sondern die Cuticula des Rumpfes setzt sich kontinuierlich etwas über den Ansatz des Fußes hinaus fort, schlägt dann um, so daß eine Tasche (Fig. 2 *t*) entsteht, und bildet dann nach abermaligem Zurückbiegen die Begrenzung des Fußes.

Die beiden kolbenförmigen Fußdrüsen (Fig. 1 *Fdr*), mittels deren Secret das Tier sich festheften kann, sind zu mächtiger Ausbildung gelangt. Ihr Gewebe ist kleinvacuolär strukturiert und umschließt außer kleinen, stark gefärbten Körnchen eine Anzahl heller Kerne mit dunklem Nucleolus. Erwähnenswert ist die hervorragend schöne Symmetrie in der Anordnung der Kerne, deren Gesamtzahl ich nicht genau angeben kann.

Die beiden kräftigen Zehen (*Ze*), die ungefähr ein Drittel so lang sind wie der ganze Fuß, laufen in eine feine Spitze aus und tragen nicht genau in ihrer Mitte eine Öffnung, durch die die Klebdrüsen mittels eines Kanals (*Fdg*) münden.

Das nur am lebenden Objekt deutliche Excretionsorgan mußte auf den Totalbildern, die ja nach konservierten Tieren angefertigt wurden, leider ganz vernachlässigt werden. Ich will deshalb nur kurz auf einen Schnitt durch die vordere Aufknäuelung der beiden Hauptstämme hinweisen (Taf. X, Fig. 3,11 *Exc*), die natürlich in den verschiedensten Richtungen getroffen werden müssen. Ihr Plasma ist fast homogen und enthält kleine, dunkle Körnchen, die wahrscheinlich chromidiale Elemente, wie wir sie später noch eingehend berücksichtigen werden, darstellen. Auffallend ist die Anhäufung von Kernen, die zum Teil eine Größe von 5 μ erreichen. Bedauerlicherweise habe ich vergessen, mir Aufzeichnungen über die Zahl der Flimmerlappen zu machen. Aber wenn mich mein Gedächtnis nicht sehr trügt, so sind jederseits deren vier vorhanden. Das würde mit den Angaben WEBERS (43) und BEAUCHAMPS (3) übereinstimmen und in Widerspruch stehen mit der Bemerkung BARTSCHS (2), der nur drei Zitterflammen gefunden hat.

II. Biologie.

Eosphora digitata ist eine Süßwasserform und lebt in schlammigen Gewässern. Wenn man eine Schlammprobe unter der Lupe betrachtet, so macht es viel Vergnügen, zu sehen, wie diese reizenden, aber sehr gefräßigen Wesen in geschäftiger Eile ein Schlammteilchen nach dem andern nach Nahrung — hauptsächlich Algen — absuchen, wobei der Fuß stets etwas abwärts gebeugt ist. Seltener heftet sich das nicht beunruhigte Tierchen, das auch ein recht geschickter Schwimmer ist, mit seinen Zehen an dem Glasboden oder irgend einem Partikelchen an, um durch das Spiel seiner Cilien Beute heranzuwirbeln. Dabei werden dem Tier zuträgliche Stoffe gleich aufgenommen, andre definitiv abgelehnt und durch einen Spiralstrom fortgeschafft. Öfters wird ein und dasselbe Teilchen zweimal in die Gegend der Mundöffnung gebracht, gleichsam als ob das Tierchen sich nicht sofort das erstemal über dessen Natur hätte schlüssig werden können. Dann wird jenes entweder acceptiert oder endgültig fortgewirbelt.

Eosphora digitata ist nicht sehr widerstandsfähig. Wenn man sie in ein kleines, mit reinem sauerstoffreichen Wasser angefülltes Gefäß, z. B. einen Glasblock, bringt, so zieht sie sich schon nach relativ kurzer Zeit zusammen und bleibt unbeweglich am Grunde des Behälters liegen. Von allen andern Rotatorien schwand fast immer die Lebenskraft dieser Species zuerst. Mit ihrer Züchtung hatte ich keinen Erfolg.

Viele Dutzend Male hatte ich Gelegenheit einen Vorgang zu beobachten, der mir interessant genug erscheint, hier erzählt zu werden.

Eine *Eosphora digitata*, und nur von dieser sah ich es, legte sich mit ihrem Räderorgan an das Kopfende, die Seite oder an die Region oberhalb des Fußes eines Rotators, das demselben Geschlecht, und mit ganz seltenen Ausnahmen auch der gleichen Art angehörte wie der Angreifer. Nun setzte sich dieser, wie meist auch der passive Teil, mit seinen Zehen fest und führte heftige, stoßende und zuckende Bewegungen aus, um nach kürzerer oder längerer Zeit den Zusammenhang wieder zu lösen und weiter zu schwimmen. Wenn auch das andre Tierchen öfters noch eine Zeitlang in kontrahiertem Zustande liegen blieb, so war doch niemals irgend eine Verletzung an ihm wahrzunehmen. Es erholte sich vielmehr bald von seinem Schrecken und schien dann gänzlich intakt zu sein. Die Verbindung der beiden Objekte miteinander war meist so kräftig, daß starke, mit der Pipette hervorgerufene Strömungen nicht ausreichten, eine Trennung herbeizuführen.

Gosse (24, Vol. II, S. 26) berichtet von *Notommata najas*, daß sie auf einen großen Rotifer losgegangen sei, den Angriff wiederholt habe und »wild zu beißen« schien. Nun, ganz so schlimm habe ich die Sache nicht aufgefaßt, ja ich muß sogar gestehen, daß der ganze Vorgang einer gewissen Gemütlichkeit nicht entbehrte. Und wenn ich nachträglich doch etwas stutzig geworden bin, so ist das auf eine Bemerkung Beauchamps (3, S. CCXXIX) zurückzuführen, nach der sich *Eosphora* von andern Rotatorien ernähren soll. Auch Bergendal (8, S. 93) hat im Magen einer *Eosphora* die großen Kiefer einer *Philodina* gefunden. Ich will die Richtigkeit beider Angaben, von der ich mich allerdings nicht selbst überzeugen konnte, keineswegs bezweifeln, aber wenn Eyferth (15, S. 71) sagt, daß die Gattung ausschließlich von Rädertieren lebe, so ist dies entschieden zu weit gegangen. Ich habe meine Species oft bei der Nahrungsaufnahme beobachtet und sie immer nur Algen oder kleine organische Trümmer verschlingen sehen. Desgleichen waren auf Schnitten im Darm oder Oesophagus häufig die Schalen von Diatomeen nachweisbar.

Ehrenbergs (14, S. 415) Bejahung eines Gesellschaftssinnes bei den Rotatorien halte ich durchaus für berechtigt. Mir sind öfters kleine Pflanzenteile, z. B. Wurzeln von Wasserlinsen, zu Gesicht gekommen, die über und über mit dicht nebeneinander sitzenden Philodinäen, auf deren Bestimmung nicht weiter eingegangen wurde, wie besät waren. Man kann auch die Erfahrung machen, daß größere Rotatorienschwärme von einem Ort zu einem benachbarten wandern. Wurden zahlreiche Tiere in eine Uhrschale gebracht, so sammelten sich manchmal alle an einer Stelle an, wobei etwa Beeinflussungen durch Licht gänzlich ausgeschlossen waren, ja sie konnten sogar hier und da in Species gesonderte Gruppen bilden.

III. Räderorgan.

Dieses Kapitel wird etwas mehr enthalten, als sein Name verspricht, da einige nicht ganz leicht einreihbare Elemente vielleicht am besten hier aufgehoben sind.

Betrachtet man das Vorderende eines Tieres von der Dorsalseite (Fig. 1, Taf. IX), so sieht man in der Mitte eine flache, muldenförmige Vertiefung, deren Rand sich zu zwei kleinen Papillen (*P*) erhebt. Dann fällt das Räderorgan, nachdem es noch zwei größere Höcker (*d St*) gebildet hat, in einem Bogen nach lateral und hinten ab. Den genauen Verlauf dieser Kontur zeigen die Frontalschnitte Fig. 8,1—8,5

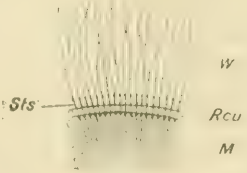
(Taf. XI). Die Verhältnisse bei Seitenansicht ergeben sich aus Fig. 2 (Taf. IX) und Fig. 10 (Taf. XII), welch letztere einen Medianschnitt darstellt. Die vorderste Region des Räderorgans ist dorsoventral stark komprimiert. Schnitte durch diese Gegend ergeben etwa hantelförmige Bilder (Taf. IX, Fig. 3,1 u. 3,2), natürlich vorausgesetzt, daß man es mit einem ganz ausgestreckten Tier zu tun hat. Etwas weiter nach hinten wird der Umriß ungefähr dreieckig mit einer mehr oder weniger eingesenkten dorsalen Basis (Fig. 3,3—3,5). Diese Gestalt behalten auch die nächsten Schnitte (Fig. 3,6 und 3,7, Taf. X) bei, die noch Reste vom Räderapparat erkennen lassen. Später, das darf ich wohl hier einfügen, werden sie mehr oval bis rundlich.

Die hinterste Grenze des Räderorgans fällt mit der der Ohren oder Aurikel zusammen. Die Ohren, die in Zweizahl vorhanden und von Ehrenberg (14) und andern übersehen worden sind, sitzen links und rechts am Kopf und stellen Vorwölbungen der Leibeshöhle im Bereiche des Räderorgans dar. Die Aurikel können nicht, wie z. B. bei *Notommata aurita*, für sich aus- und eingestülpt werden und sind am ganzen Tier nicht immer gut nachweisbar (Fig. 1 *Au*), dagegen auf Schnitten stets wohlabgesetzt (Taf. X, Fig. 3,6, 3,7 und 4,2; Taf. XI, Fig. 8,7 *Au*). Im übrigen vollzieht sich die Abgrenzung des Räderapparates nach hinten nicht in einer Ebene. Um dies beurteilen zu können, müssen wir uns zuvörderst über seine charakteristischen Elemente unterrichten.

Da sind zunächst die Cilien, die im wesentlichen in zwei Kränzen angeordnet liegen, einem vorderen, Trochus (Fig. 1 *vW*), und einem hinteren, Cingulum (Fig. 1 *hW*), dessen Verlauf ich etwas anders sehe als Beauchamp (3). Die sich nach außen ein wenig verjüngenden Wimpern sind von unterschiedlicher Größe, die kräftigsten und längsten sitzen den Ohren an, aber Tessin (41, S. 145) täuscht sich, wenn er meint, daß nur die überlegene Länge dieser Cilien »eine ohrförmige Bildung« erzeuge.

Die Entstehung der Cilien ist abhängig von einer sich mit Orange G braungelb färbenden, dichten und fast homogenen Matrix (Taf. IX, Fig. 3,5 u. a. *M.*). Sie bildet eine verschieden mächtige Lage, die in der Gegend der Aurikel am dicksten ist, und hat nach innen eine öfters etwas unregelmäßige, aber scharfe Begrenzung. Auf Frontalschnitten dagegen (Taf. XI, Fig. 8,7 u. a. *M*) ist dieser Belag immer wohlgeformt und läßt nirgends größere, nach hinten gerichtete zapfenförmige Vorsprünge erkennen, wie sie bei den verschiedensten Arten beschrieben werden. An einigen Stellen kann man sich davon überzeugen, daß die Cilienmatrix nicht syncytial angeordnet, sondern in einzelne Zellen gesondert ist (Fig. 3,5 *M*). Dementsprechend verläuft die sie bedeckende Cuticula (*Rcu*), mit der wir uns gleich noch näher beschäftigen werden, nicht kontinuierlich weiter, weist vielmehr an dem Berührungspunkt zweier Matrixzellen eine Grenze auf. Es wäre also eigentlich richtiger, von einem Cuticularsaum zu reden. Die Matrixkerne sind infolge ihrer geringen Größe außerordentlich schwierig aufzufinden. In Fig. 3,5 sind einige davon eingetragen, und wir nehmen sie als helle, ovale, mit einem kleinen Nucleolus versehene Gebilde wahr.

Um etwas tiefer in den Bau der Räderapparatwand einzudringen, soll ein Stück von ihr bei stärkerer Vergrößerung betrachtet werden (Textfig. 1). Dort erscheint die Matrix (*M*) gleichmäßig grobgekörnelt, aber bei Verwendung guter Apochromatlinsen löst sich diese Körnelung oft sehr deutlich in ein fein-vacuoläres Gefüge auf. Den Abschluß nach außen hin bildet eine helle, homogene Cuticula (*Rcu*) von schwach gelbbrauner Färbung, deren innerer Kontur stärker hervortritt als der äußere (s. auch Taf. IX, Fig. 3,5; Taf. X, Fig. 3,6 und 3,7 *Rcu*)[1]. Die Feststellung, wodurch dieses Phänomen hervorgerufen wird, ist nicht uninteressant. Bei genauerem Zusehen ergeben sich die beiden Grenzen der Cuticula (Textfig. 1) nicht als einfache Linien, sondern sie sind mit einzelnen, dicht nebeneinander liegenden dunklen Körnchen besetzt. Da nun die innere Körnchenreihe aus größeren Elementen besteht, so ruft sie auch das Bild einer stärkeren Kontur hervor. Die Anordnung jener Granulae ist keine willkürliche, sie sind vielmehr in den Verlauf der Wimpern (*W*), die einerseits die Cuticula durchbrechen und anderseits in die Matrix (*M*) hinein sich fortsetzen, eingeschaltet. Diese Körnchen müssen wir als Basalkörner oder Blepharochondren bezeichnen, die von der Matrix umschlossenen Teile der Cilien als Wimperwurzeln (37, S. 19f. u. 105). Nach Vignon (42) sind weder die Cilienwurzeln (S. 572ff.), noch die Basalkörner (S. 592ff.) bei Wimperzellen konstant, sondern es sind zufällige Bildungen, deren der Wimperapparat zu seiner Funktion nicht bedarf. Näheres hierüber ist in der sehr ausführlichen Arbeit des französischen Forschers zu finden. Die etwas verdickte Basis der Cilien bildet einen Stäbchensaum (*Sts*), der aber nur in der Ohrengegend eine gute



Textfig. 1.
Ein Stück der Räderorganwand. Stark vergr.

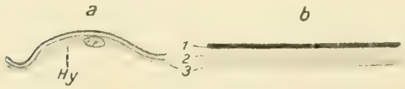
---

[1] Auf den Frontal- und Medianschnitten wurde die Cuticula nur mit einem einfachen Kontur wiedergegeben.

Ausbildung erfährt, wie überhaupt für all diese Feinheiten nicht jede Stelle des Räderorgans gleich günstig ist. Jedes Stäbchen trägt an seinem distalen Ende, in einiger Entfernung von der Cuticula, ein kleines Korn.

Die Beschaffenheit und Abgrenzung der Räderapparatwand ist wegen der tangentialen Schnittfläche auf den vordersten Bildern (Fig. 3,1—3,3) der Hauptserie nicht deutlich, aber schon der folgende Schnitt (Fig. 3,4) und noch besser Fig. 3,5 zeigt klare Verhältnisse. Hier ist in der mittleren dorsalen Partie die geschilderte Matrix (*M*) mit ihren Produkten unterbrochen, und ihre Enden werden durch eine dunkle, fast schwarz erscheinende Cuticula (*Kcu*), wie sie auch der ganze Rumpf besitzt, miteinander verbunden. Ganz Ähnliches zeigen außer andern die beiden Frontalschnitte Fig. 8,1 und 8,2 (Taf. XI), und wenn wir noch auf die Verschiedenheit der Cuticula (*Rcu*), die die beiden ohne Wimperkleid gezeichneten Ohren (*Au*) auf Fig. 3,6 und 3,7 (Taf. X) überzieht, von der Cuticula (*Kcu*) der übrigen Peripherie hingewiesen haben, so werden diese Fälle als Beweis ausreichen, daß erstens zweierlei Arten von Cuticulae vorhanden sind, ferner, daß das Räderorgan nicht ringförmig in einer Ebene gegen den Hals abgesetzt ist, was ja schon weiter oben erwähnt wurde.

Jene dunkle Cuticula (*Kcu*), die also das ganze Tier mit Ausnahme des Räderapparates umgibt und im Gegensatz zu der Räderorgancuticula als Körpercuticula bezeichnet werden kann, ist hinlänglich von der des genannten Organs verschieden. Sie soll, damit der Gegensatz zwischen beiden recht scharf zum Ausdruck kommt, gleich hier besprochen werden. Wir wählen ein dem Rumpfabschnitt entnommenes Stück (Textfig. 2 *a*), weil dort die Wand am stärksten ist. Sagittal- und Frontalschnitte sind zu dieser Untersuchung empfehlenswerter als Querschnitte. Ich habe, um ganz deutlich zu werden, noch eine stark vergrößerte und schematische Zeichnung (Textfig. 2 *b*) beigefügt. Ganz bequem kann man drei Schichten unterscheiden, die sicherlich nicht die Folge einer eigentümlichen Lichtbrechung sind. Die äußerste (1) macht einen derben Eindruck und erscheint tief schwarz. Die mittlere (2) ist entweder glashell oder nimmt etwas Orange G an und besitzt dann einen hellgelben Ton. Die innerste Schicht (3) tingiert sich mit Orange G intensiv braungelb. Diese drei Schichten, die scharf gegeneinander abgesetzt sind, haben nicht immer

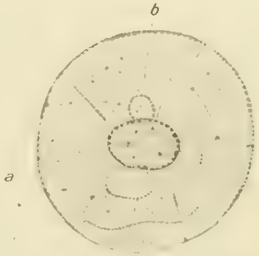


Textfig. 2.
Körpercuticula und Hypodermis (*Hy*).

die gleiche Dicke, weder in demselben Tier, noch bei verschiedenen. In dem wiedergegebenen Falle prävaliert die mittlere Schicht, während die ihr anliegenden von annähernd gleichem Durchmesser sind. Ein andres Mal reduziert sich die helle Schicht zu einem dünnen Streifen und die innere, die gelegentlich recht schwach sein kann, gewinnt an Mächtigkeit.

Das Bildungsgewebe dieser Körpercuticula, das ich im Gegensatz zur Matrix des Räderapparates einfach als Hypodermis bezeichne, ist in den Abbildungen fast immer vernachlässigt worden. Sie (Textfig. 2 *a*; Taf. IX, Fig. 3,5 und Taf. XI, Fig. 8,1 *Hy*) ist bedeutend heller als die Matrix, durchweg syncytial und besteht aus einer dünnen, manchmal überhaupt nicht mehr nachweisbaren Lage körnigen Plasmas, das nur in der Gegend der ziemlich spärlich eingelagerten Kerne etwas anschwillt. Letztere sind hell, von ovaler, wohlumschriebener Form und bergen außer einem stets vorhandenen Nucleolus noch ein paar kleinere chromatische Elemente.

Im Räderorgan, und nicht nur eng auf dieses beschränkt, befinden sich neben nervösen und etwaigen bindegewebigen Elementen noch eine größere Anzahl von Zellen, die ihrer Lage in der vorderen Körperregion wegen, Kopfzellen genannt werden mögen. Wir wollen zunächst ein Schema von ihnen betrachten (Textfig. 3).



Textfig. 3.
Schema einer Kopfzelle.

Es handelt sich um auf dem Querschnitt mehr oder weniger rundliche, durchschnittlich etwa 8 μ große, einkernige Zellen. Ihr Kern ist verschieden geformt und scharf umschrieben. Seiner Wand sind zahlreiche Chromatinkörnchen angelagert, in deren Anordnung man verschiedene Modi unterscheiden kann. Entweder besetzen sie die ganze Kernperipherie oder sie lassen eine oder mehrere Zonen frei. Im ersteren Falle scheint bei oberflächlicher Betrachtung die ganze Kernwand, ähnlich wie vorher die Räderapparatcuticula, von einem breiten, zusammenhängenden Kontur gebildet zu werden, während bei genauerem Studium zu erkennen ist, daß man dicht aneinander gereihte Chromatinpartikelchen vor sich hat (s. obere Kernhälfte). Folgen die Körnchen noch enger aufeinander, so entsteht das Bild eines warzigen Stranges (s. untere Kernhälfte). Sie können aber auch so gedrängt liegen, daß eine scheinbar einheitliche Linie resultiert, die infolge der unterschiedlichen Größe ihrer Komponenten an den einzelnen Stellen verschieden dick sein kann. Die übrige chromatische Substanz ist über den Kern zerstreut, der einen mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Nucleolus umschließen kann. Ein Liningerüst existiert natürlich auch.

Das reichliche Plasma ist meist von faseriger, manchmal auch mehr feinkörniger oder homogener Beschaffenheit. In ihm finden sich oft mehr oder weniger regelmäßig gestaltete hellere Partien und ein verschieden gut entwickeltes Balkenwerk, das aus feinen, aber nicht gleich starken achromatischen Fäden besteht. Diese sind im wesentlichen in radialer Richtung angeordnet, und es ist durchaus keine Seltenheit, daß man sie vom Kern bis zur Zellgrenze verfolgen kann. Daneben sieht man Stränge, die mitten im Plasma zu endigen scheinen, und solche, die mehr circulär oder schräg verlaufen. Bei Zellen, die in einem wesentlich kleineren Maßstabe gezeichnet wurden, als das Schema, möchte es wohl hier und da scheinen, als ob dieses intracelluläre Balkenwerk nur durch einen Konflux der einzelnen Waben zu größeren Komplexen, etwa ähnlich den Blasen des Bierschaumes, zustande käme, also nur Wände großer Waben darstellen würde. Dem ist aber nicht so. Dagegen spricht schon der ganze Habitus der Fäden, ihr meist geradliniger Verlauf und ferner die Tatsache, daß man die einzelnen Bälkchen häufig über die Kreuzungsstelle mit andern hinaus einwandfrei verfolgen kann, was ja nicht möglich wäre, wenn es sich um abgeschlossene Waben handelte. Wir haben es vielmehr mit Differenzierungen des Plasmas zu tun, die wir auch noch in Zellen von anderm Charakter antreffen werden und über deren vermutliche Bedeutung ich mich später aussprechen will.

Im Plasma fallen weiterhin noch kleinere und größere, dunkle Granula auf, die in ihrem färberischen Verhalten vollkommen mit den Chromatinkörnchen im Kern übereinstimmen. Welcher Art mögen diese wohl sein? Vor etlichen Jahren stellte R. Hertwig (22, S. 4) bei *Actinosphaerium* den Begriff »Chromidien« auf. Er versteht darunter kleine, über das Plasma zerstreute Körperchen, die sich genau so tingieren, wie das Chromatin des Kernes, aus dem sie stammen. Später hat sich hauptsächlich Goldschmidt (17) mit diesen merkwürdigen Gebilden beschäftigt und fand sie auch in den lebhaft funktionierenden Gewebszellen der Metazoen (*Ascaris*). Er hält den Chromidialapparat für eine »funktionelle Struktur«.

Wenn ich nun die dunklen Körnchen im Plasma der Kopfzellen für Chromidien in Anspruch nehme, so geschieht es durchaus nicht aus felsenfester Überzeugung, daß es sich hier wirklich um chromatische

Substanz, die aus dem Kern ausgetreten ist, handelt. Aber für Stoffwechselprodukte, wohl das einzige, was noch in Betracht zu ziehen wäre, spricht noch weniger als für Chromidien, zu deren Gunsten sich Beziehungen der Granula zum Kern anführen lassen. Ich stieß nämlich, ebenso wie GOLDSCHMIDT, auf Kerne, an deren Membran ein oder auch mehrere der von Chromatin nicht zu trennenden Körnchen derart saßen, daß eine Entscheidung, ob sie noch zum Kern oder schon zum Plasma zu rechnen seien, unmöglich war. Ferner können solche Granula der Kernmembran von außen eng anliegen, und man trifft sie in jedwedem Abstand vom Nucleus. Kurz, die Sache sieht so aus, als ob tatsächlich Chromatin aus dem Kern auswandern würde. Einen Übertritt von Kernsubstanz ins Plasma haben wir bereits bei der Besprechung des Dotterstocks festgestellt, und auch die dunklen Granula im Protoplasma des Excretionsorgans und der Fußdrüsen möchte ich am liebsten für Chromidien halten.

Die Chromidien habe ich, wie ja schon aus dem Gesagten hervorgeht, immer nur als unterschiedlich große homogene Körner wahrnehmen können, während sie bei *Ascaris* nach GOLDSCHMIDT meist in Form gewundener, verschieden gebauter Bänder und Stränge auftreten. Zwar gibt dieser Autor auf Taf. XI, Fig. 6, außer seinen Chromidialsträngen eine größere Anzahl mit Gold geschwärzter Körnchen wieder, jedoch spricht er diese für Stoffwechselprodukte an. Ohne diese Diagnose anzweifeln zu wollen, vermißt man doch eine Aussprache darüber, warum er denn diese Körnchen, die ja genau dieselbe Färbung aufweisen, wie die Chromidialstränge, für Stoffwechselprodukte hält. Die Chromidien begleiten gern die Fäden des intracellulären Balkenwerks (Textfig. 3), mit dem sie aber, was ihre Entstehung anbelangt, sicherlich in keiner Weise zusammenhängen. Öfters liegen sie so dicht hintereinander, daß rosenkranzförmige Figuren zustande kommen.

Dem Kern angelagert oder auch an irgend einer beliebigen Stelle in der Kopfzelle trifft man manchmal ein helles, vacuolenähnliches Gebilde (*a*), dessen Peripherie ganz oder teilweise von Chromidien eingenommen wird, wodurch die Abgrenzung von der dunkleren Umgebung noch schärfer sich gestaltet. Da solche Bildungen öfters in einander entsprechenden Zellen symmetrisch auftreten, so ist nicht anzunehmen, daß sie nur ganz zufällig entstehen und ohne Bedeutung sind. Freilich kann ich nicht angeben, was ihnen obliegt. Ebenso rätselhaft ist noch ein andres Gebilde (*b*), das auch keine bestimmte Lage hat, aber doch meist in der nächsten Umgebung des Kernes zu finden ist. Es kann ebenfalls in zwei Zellen symmetrisch vorhanden sein. Mir wollte es öfters so vorkommen, als ob es von dem vorigen nicht immer ganz scharf zu trennen wäre. In typischer Ausbildung sieht es wie ein kleiner Kern aus, und es kann, wovon wir uns später noch überzeugen werden, unter Umständen schwierig sein, den eigentlichen Zellkern von diesen »Imitationen«, die manchmal wirklich abgeschnürte Kernstücke zu sein schienen, zu unterscheiden.

Die Verteilung der Chromidien über das Plasma ist keine bestimmte. Wenn auch hier und da eine Partie eine größere Anreicherung zeigt, so kann man doch von einer im allgemeinen ziemlich gleichmäßigen Zerstreuung über den ganzen Zellleib reden. Bei *Ascaris* dagegen liegen sie vorwiegend nur um den Kern herum, werden mit der fortschreitenden Entfernung von ihm immer spärlicher und verschwinden schließlich ganz. Bei *Eosphora* ist es insofern eher umgekehrt, als dort in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle der Zellgrenze zahlreiche Chromidien unmittelbar angelagert sind, wodurch wieder ein sehr scharfer Kontur formiert werden kann. Über die Art ihrer Anordnung an der Wand brauche ich nur das schon bei Besprechung der Kerne Gesagte zu wiederholen. Sie können, was nicht häufig zutrifft, die ganze Peripherie besetzen oder ein oder mehrere Segmente freilassen, es kann jedes Chromidium eben noch für sich wahrgenommen werden (Textfig. 3 rechte Wandhälfte), oder die Körnchen folgen so dicht aufeinander, daß sie mit ihren Basen verschmolzen zu sein scheinen (linke Wandhälfte) oder auch eine ganz einheitlich aussehende Linie bilden, und immer kann die Größe der einzelnen Elemente Schwankungen unterworfen sein.

Wir wollen uns nun über die Verteilung der so beschaffenen Kopfzellen orientieren und müssen vorausschicken, daß sie alle streng symmetrisch angeordnet sind, d. h. die Zellen der rechten Körperhälfte entsprechen in Form, Größe und Lage, öfters auch in ihrer Struktur vollständig denen der linken. Aber leider kann ich dies dem Leser nicht ganz tadellos demonstrieren, da die Erlangung einer Serie, die alles gleich gut und schön bewiese, ein großer, mir nicht vergönnter Glückszufall ist. Die Kopfzellen beobachten aber in ihrer Anordnung nicht nur die Symmetrie, sondern sie sind auch, was nur ganz kurz gestreift werden soll, konstant, indem jede Zelle in gleicher Lage, fast in gleicher Form und relativer Größe in jedem Tier vorhanden ist. Doch habe ich nie die Zellen an eine bestimmte Stelle fixierende Elemente feststellen können, die aber unbedingt postuliert werden müssen. Ich konnte es mir um so eher versagen, alle Zellen mit einer Bezeichnung zu versehen, als sie ja auch auf den Figuren meist symmetrisch liegen und durch die schnittweise übereinstimmende Art ihrer Ausführung als etwas Gleichwertiges gekennzeichnet sind.

In das Totalbild (Taf. IX, Fig. 1) wurden, um allzu große Komplikationen zu vermeiden, nur vier derartiger Zellen (*kz*) eingetragen. Sie sind zwischen dem Gehirn (*Ce*) und der vordersten Körpergrenze placiert. Mehr Kopfzellen — jederseits acht — zeigt der mit Apochromatlinsen vergrößerte Frontalschnitt (Taf. XI, Fig. 8,7 *kz*), die im wesentlichen vor dem Mastax (*ma*) liegen. Sie sind teilweise eng aneinander geschmiegt oder decken sich sogar gegenseitig etwas. Die größte Zelle hat eine Hauptausdehnung von 12 μ. Ich bitte, hier besonders die Symmetrie der Anordnung zu beachten; auch die der Form und Größe ist manchmal nicht übel ausgeprägt. Die scheinbar einzelne, in der Medianlinie gelegene Zelle (kz_1) ist in Wirklichkeit paarig, was aus dem vorhergehenden Schnitt (Fig. 8,6) erhellt. Dort wurden die beiden Zellen (*kz*) voll getroffen. Es mag zuerst befremdlich erscheinen, daß sie, und auch manche andre, nicht in ihrer ganzen Ausdehnung reproduziert wurden. Ich habe davon immer dann Abstand genommen, wenn ihre totale Wiedergabe einer guten Übersicht hinderlich gewesen wäre. Auch die von allen übrigen nur allein gezeichnete Zelle (*kz*) auf Fig. 8,4 ist nicht unpaar und zweikernig. Tiefe Einstellung und der folgende Schnitt (Fig. 8,5 *kz*) lassen einen deutlichen, trennenden Kontur erblicken. Im übrigen liegen diese Zellen sowohl, als auch die von Fig. 8,3 (*kz*) dem Gehirn (*Ce*) dicht an oder überlagern es etwas. Niemals jedoch sind sie organisch mit ihm verbunden, sondern es handelt sich wirklich nur um eine Anlehnung, was durch Heben und Senken des Tubus leicht festgestellt werden kann.

Wenn wir uns nun den Querschnitten zuwenden, so wollen wir zuvörderst einen einfach liegenden Fall vornehmen (Taf. X, Fig. 3,6). Außer ein paar undeutlichen, ignorierten Resten angeschnittener Zellen sind jederseits des Mastax (*ma*) vier dicht aneinander gedrängte Kopfzellen (*kz*) vorhanden, wozu rechts noch eine mehr dorsal gelagerte (kz_1) kommt. Einige lassen sich ganz bequem auch über die beiden nächsten Schnitte verfolgen (Taf. X, Fig. 3,7 und 3,8 *kz*). Das Plasma ist hier (Fig. 3,6) zum Teil etwas heller und homogener als auf dem Schema und wird mehr oder weniger stark von Chromidien durchsetzt, die manchmal recht hübsch eine Anordnung an der Zellwand erkennen lassen. Die Kerne zeigen im allgemeinen nichts Besonderes, vielleicht mit Ausnahme von dem der Zelle *kz*. Er besitzt nämlich, was sonst nie wieder beobachtet werden konnte, einen großen achromatischen Nucleolus. Der Kernwand liegen ferner von innen zwei größere

Chromatinbrocken, die in weniger hübscher Weise auch in dem entsprechenden linken Kern zu sehen sind, klumpig an, während die übrige Peripherie von ungefähr gleich großen Partikelchen dicht besetzt wird.

Die größere Zahl an Kopfzellen (*kz*) läßt die Verhältnisse auf Fig. 3,5 (Taf. IX) etwas komplizierter erscheinen. Zwei Zellen der linken Seite berühren die Ventralfläche des Gehirns (*Ce*), aber es muß wieder ausdrücklich betont werden, daß es sich nur um einen lockeren Konnex handelt. Bei einigen Elementen ist die wandständige Lage der Chromidien, die manchmal nur durch einen homogenen, kräftigen Kontur ausgedrückt werden konnte, in hervorragend schöner Weise sichtbar. In der Zelle kz_1 scheint ein Chromatinkörnchen eben im Begriff zu sein, aus dem Kern auszutreten. Wenigstens befindet sich dort ein dunkles Körperchen auf der Scheide der Kernwand, dessen kürzeres Ende sich noch im Kern aufhält, während das andre schon in das Plasma vorgeschoben ist. Die oben (Textfig. 3 *a* und *b*) beschriebenen vacuolen- oder mehr kernähnlichen Gebilde, deren Umriß in größerer oder geringerer Ausdehnung mit Chromidien besetzt ist, sind hier reichlich und zum Teil in symmetrischer Lage vertreten. Ein Schulbeispiel, in wie hohem Maße kernähnlich solche Bildungen sein können, bietet die Zelle *Z* (Fig. 3,5) dar. Von ihr kann ich leider nicht mit Bestimmtheit angeben, ob sie dem Gehirn oder den Kopfzellen angehört, aber dies ist jetzt auch ziemlich nebensächlich. In dieser Zelle sind zum mindesten drei Komplexe vorhanden, von denen jeder einzelne seinem Aussehen nach einen Kern repräsentieren könnte. Daß aber nur der kleine dunkle ein wirklicher Kern ist, geht sowohl aus dem Studium andrer Serien, als auch aus einem Vergleich mit der entsprechenden Zelle der rechten Seite hervor. An dieser fällt der Zellkern gleich in die Augen, und das Bild der Einkernigkeit wird durch die drei rechteckigen, hellen Partien in keiner Weise verwischt.

Weiter vorn werden die Figuren etwas unübersichtlicher und verschwommener, aber ich glaubte doch nicht von ihrer Wiedergabe Abstand nehmen zu sollen. Auf Fig. 3,4 kann man sich eben noch zurechtfinden. Über die Natur der fünf nebeneinander liegenden Zellen (*Z*) konnte ich wieder nicht ins reine kommen. Sie mögen nervös sein, können aber auch Kopfzellen vorstellen. Sie befinden sich etwas höher als die länglichen, stark hervortretenden Gehirnkerne (*Ce*). In eine von ihnen wurden zwei wirkliche Kerne eingetragen, von denen aber der kleine dunkle nicht zugehörig ist und in eine andre Ebene fällt. Auch eine Reihe zweifelloser Kopfzellen (*kz*) ist vorhanden, deren Besprechung sich nach dem schon Gesagten erübrigt. Die Faser *x*, die die beiden Schnitthälften miteinander verbindet, ist wahrscheinlich bindegewebigen Charakters. Ihre lateralen Abschnitte verbreitern sich etwas. Auf der linken Seite steht die Faser mit einer Ganglienzelle (Gz_1) in Berührung, ohne aber aus ihr zu entspringen.

Eine ganz ähnliche Faser, die aber in ihrer Mitte unterbrochen scheint, zeigt Fig. 3,3 (x). Sie wird jederseits von einem plasmatischen, spindelförmigen Körper entlassen. Von den Kopfzellen dieser Figur wollen wir nur die mit kz und kz_1 bezeichneten erwähnen. Erstere tut sich durch einen sehr schön entwickelten Chromidialapparat hervor und durch einen größeren, recht dunkel gefärbten Nucleolus, der bei den letzteren (kz_1) von einem kleinen, hellen Hof umgeben wird. Einen derartigen Hof werden wir später in einer bestimmten Art von Drüsenkernen wiederfinden. Aber ganz abgesehen von dieser hellen Zone, lenkt der wohlausgebildete Kernkörper besonders dieser drei Zellen den Verdacht auf Drüsenzellen. Daß ihnen jedoch de facto keine secretorische Funktion zukommt, dafür spricht der Bau ihres Plasmas und die Nichtkonstanz der geschilderten Kernstruktur. Auf Fig. 3,2 finden sich vier sichere Kopfzellen (kz), während die mediane und vielkernige Zelle Z eine etwas zweifelhafte Stellung einnimmt. Wahrscheinlich ist sie nervös und soll deshalb noch in einem andern Kapitel erwähnt werden. Fig. 3,1 zeigt einige Kopfzellen (kz) im Anschnitt.

Auf derselben Zeichnung sind zwei paarige Gebilde von obskurer Art vorhanden. Das eine (x) ist ganz scharf umschrieben, fast kreisrund und birgt in seiner Mitte ein nicht stark tingiertes Korn. Das andre (y) ist mehr quadratisch und wird von einem lichten, aber ziemlich breiten Kontur begrenzt. Es umschließt einen schräg orientierten, dunklen keulenförmigen Stab, dessen verdickte Partie perforiert ist. Das Ganze macht nicht den Eindruck einer Zelle.

Wir haben nun die Histologie und Verteilung der Kopfzellen kennen gelernt, und es dürfte jetzt angebracht sein, ihre Natur zu diskutieren.

Ich mußte im Laufe der Darstellung bei einigen Zellen mein Unvermögen zugeben, sie sicher zu erkennen und habe als Differentialdiagnose Ganglienzellen angeführt. Es kamen vorwiegend solche Zellen in Betracht, die ihrer Lage nach ganz oder teilweise im Gehirn eingeschlossen sein können. Daraus ist zu entnehmen, daß im Ganglion mit den Kopfzellen vollkommen übereinstimmende Elemente vorhanden sind. Und wenn ich trotzdem den nervösen Charakter ersterer entschieden in Abrede stellen muß, so geschieht es aus folgenden Gründen. Es muß zunächst vorgreifend konstatiert werden, daß sich an der

Zusammensetzung des Gehirns verschiedene Zelltypen beteiligen, von denen drei Arten, darunter aber nicht die den Kopfzellen gleichende Art, auch im peripheren Nervensystem sich finden. Bei einigen ihrer Vertreter gelang stets der Nachweis eines unmittelbaren und innigen Zusammenhanges mit dem Cerebrum. Anders bei den Kopfzellen. Zwar stehen auch sie öfters in Berührung mit dem Gehirn, doch kann man sich, was schon mehrmals betont wurde, immer ohne größere Mühe davon überzeugen, daß keine organische Verbindung vorliegt, sondern nur eine lockere Anlagerung, die mit dem Kontraktionszustand des Tieres wechselt. Ferner sind, im Gegensatz zu den peripheren Ganglienzellen, nie von den Kopfzellen abgehende Fasern wahrzunehmen. Aber von all dem ganz abgesehen, wer vermöchte an eine derart sinn- und zwecklose Häufung so großer Ganglienzellen im Kopfabschnitt zu glauben! Die wirklichen peripheren Ganglienzellen sind im allgemeinen hübsch verteilt und kommen im ganzen Körper vor, während die Kopfzellen auf die vordere Region beschränkt bleiben.

Stellen also die Kopfzellen keine nervösen Elemente dar, so sind sie auch nicht nach hinten zapfenartig vorspringende Auswölbungen der Räderapparatmatrix, wie sie bei so vielen Rotatorien beschrieben wurden und die Beauchamp (3, S. CCXXVI, Fig. 1) bei unsrer Species «cellules de la couronne» nennt. Sie sind es schon deshalb nicht, weil die meisten Kopfzellen gar nicht bis zur Matrix heranreichen und, soweit sie es doch tun, durch eine mathematische und histologische Grenze streng von ihr geschieden sind. Vorderhand weiß ich keine bessere Erklärung, als sie für eine Art Polsterzellen zu halten, die bei plötzlichen Kontraktionen des Tieres eine allzu energische Kompression der Organe zu vermeiden haben. Das intracelluläre Balkenwerk diente zur Erhöhung der Festigkeit der Kopfzellen. Ein Moment spricht allerdings gegen ihre mehr passive Rolle. Das ist die Entwicklung eines Chromidialapparates, der bis jetzt nur bei lebhaft funktionierenden Gewebszellen bekannt ist.

Im vorderen Körperabschnitt fallen noch eine Anzahl großer, ovaler, teils zweikerniger Zellen auf (Fig. 1 *Dz*), über deren Bau wir uns zunächst wieder unterrichten wollen. Es handelt sich um ausgesprochene Drüsenzellen, und einige von ihnen wurden in Fig. 3,7 (Taf. X, *Dz*) histologisch eingetragen. Die hellen umfangreichen Kerne sind mit einem relativ großen und sehr chromophilen Nucleolus von meist exzentrischer Lage versehen, der in allen Drüsenkernen des Rädertierorganismus wiederkehrt. Außer ihm können noch einige kleinere, einem zarten Liningerüst aufsitzende chromatische Elemente existieren. In der Regel wird die Kernperipherie in ihrer ganzen Ausdehnung von Chromatinkörnchen eingefaßt, wie wir es ja schon bei den Kopfzellen kennen gelernt haben und wie es auch bei allen andern Kernen vorkommen kann. Nur selten weist die chromatische Wand Lücken auf oder ist überhaupt nicht ausgebildet (Dz_1). Die beiden Kerne dieser Zelle scheinen gar keine eigne Membran zu besitzen, sondern es sieht so aus, als ob die Abgrenzung nur durch den Farbenunterschied zwischen Plasma und Nuclei deutlich würde. Das Plasma ist vacuolär, und zahlreiche Übergänge führen von kleinsten Vacuolen zu größeren. Eine besonders schöne Vacuolisierung zeigt die Zelle *Dz* von Fig. 3,6 *C* (Taf. X), deren Kern in einen andern Schnitt fällt. Ihr Plasma ist reicher als das der andern von, manchmal auch wandständig angeordneten, Chromidien durchsetzt. Zwei merkwürdig große Chromidien umschließt die Zelle Dz_1 von Fig. 3,7 (Taf. X).

Diese Drüsenzellen liegen direkt unter der Cuticula bzw. Hypodermis oder in einem geringen Abstand von ihr, ohne daß aber befestigende Stränge hätten beobachtet werden können. Sie bilden einen nicht ununterbrochenen Kranz, der sich von der Dorsal- bis zur Ventralseite erstreckt und auf glücklich geschnittenen Serien absolut symmetrisch ausgebildet ist. Der Kranz (Fig. 1 und Taf. X, Fig. 4,2 *Dz*) besteht aus einer zumeist einfachen Zellreihe, deren Kerne und Kernkörper natürlich nicht alle auf demselben Schnitt getroffen werden.

Einen guten Einblick in die überlegenen Größenverhältnisse dieser Zellen, die eine Ausdehnung von 27 : 20 μ erreichen können, gewähren neben Totalbildern besonders die Frontalschnitte (Taf. XI, Fig. 8,1—8,3 und Fig. 8,7 *Dz*). Die das Gehirn (*Ce*) überlagernde Partie der beiden Zellen *Dz* von Fig. 8,3 und 8,4 wurde weggelassen. Einige Zellen von Fig. 8,1 und 8,7 (*Dz*) stehen in der Gegend der Ohren (*Au*) mit der Räderapparatmatrix (*M*) in mehr oder minder innigem Kontakt und das mag dazu beigetragen haben, daß man sie irrtümlicherweise für Matrixgewebe selbst hielt. Ganz sicher sind die beschriebenen Drüsenzellen identisch mit den »birnförmigen Zellen« oder «cellules de la couronne» BEAUCHAMPS (3), die nach ihm die Cilien tragen sollen, und andre Rotiferen betreffende Angaben über Zahl und Bau von Kernen in den schon öfters genannten, nach hinten vorspringenden, angeblichen Matrixzapfen machen es wahrscheinlich, daß es sich nicht um die eigentliche Matrix handelt, sondern, wie bei *Eosphora*, um besondere Drüsenzellen. Die diesbezüglichen Verhältnisse bei *Hydatina senta* sollen später erörtert und hier nur noch kurz erwähnt werden, daß nach meinen Beobachtungen auch bei *Euchlanis dilatata* und

Notommata aurita die Matrix des Räderorgans sich nicht in Zipfel auszieht.

Über die Bedeutung der Drüsenzellen für den Organismus kann ich nichts Bestimmtes mitteilen, doch müssen sie vielleicht für die Bildung der Blutflüssigkeit verantwortlich gemacht werden. Frei in ihr flottierende Körperchen, wie sie z. B. von LEYDIG (29, S. 78) bei *Eosphora najas*, *Euchlanis* und andern, von ZELINKA (47, S. 25) bei *Callidina russeola* beobachtet wurden, konnte ich nie wahrnehmen. Daneben könnten die Drüsenzellen auch noch die Kopfzellen in ihrer Polsterwirkung unterstützen.

Kurze Zusammenfassung des Wesentlichsten.

Das **Räderorgan** trägt links und rechts je ein Ohr und ist nicht ringförmig in einer Ebene gegen den Hals abgesetzt. Seine hinterste Grenze fällt mit der der Ohren zusammen.

Die Matrix des Räderorgans bildet einen mäßig dicken, dunklen, dichtgranulierten, öfters auch fein-vacuolären Saum, der immer wohl begrenzt ist und niemals nach innen oder hinten in größeren Zapfen vorspringt. Sie erscheint manchmal nicht syncytial, sondern in einzelne Zellen gesondert. Ihre Kerne sind klein, hell und mit einem dunklen Nucleolus versehen.

Die Cuticula des Räderorgans ist homogen und hell, mit einem gelbbraunen Anflug. Sie kann zellenweise abgesetzt sein.

Die Cilien sind im wesentlichen in zwei Kränzen angeordnet und verjüngen sich etwas nach außen. Die kräftigsten und längsten sitzen den Ohren auf. Die basalen Abschnitte der Wimpern bilden einen Stäbchensaum. Jedes Stäbchen hat an seinem distalen Ende eine kleine Anschwellung. Die Cilien durchbrechen die Cuticula und setzen sich als Wimperwurzeln in die Matrix hinein fort. Wo die Cilien den inneren und äußeren Kontur der Cuticula schneiden, liegt je ein dunkles Korn, so daß im ganzen zwei Reihen von Basalkörnern vorhanden sind.

Die **übrige Körperwand** ist abweichend von der des Räderorgans. Sie besteht aus einer dreischichtigen Cuticula, die von einer syncytialen, sehr dünnen Hypodermis hervorgebracht wird. Diese ist ziemlich hell, körnig und schwillt nur an den hellen, mit einem Nucleus versehenen Kernen stärker an.

Der vordere Körperabschnitt umschließt eine Anzahl einkerniger Zellen, sogenannte **Kopfzellen**, die vielleicht als Polsterzellen fungieren. Sie sind konstant und hinsichtlich ihrer Form, Lage und Größe, öfters auch ihrer Histologie, streng symmetrisch auf beiden Seiten ausgebildet.

Ihr nicht ganz heller Kern kann außer andrer chromatischer Substanz einen mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Nucleolus enthalten. Die Kernwand wird ganz oder teilweise von dicht aneinander gedrängten Chromatinkörperchen unterlagert.

Das Plasma ist meist faserig und wird von einem achromatischen Balkenwerk durchzogen. Die einzelnen Stränge sind vorwiegend radial angeordnet und dienen wohl zur Festigung der Zelle. Über das Plasma sind kleine stark färbbare Körnchen zerstreut, die wahrscheinlich Chromidien, also ausgestoßene Kernsubstanz, darstellen. Mit Vorliebe legen sie sich der Zellmembran dicht an und folgen den Fäden des intracellulären Balkenwerks. Das Plasma umschließt häufig vacuolen- oder mehr kernähnliche Gebilde, deren Peripherie in verschiedener Ausdehnung von Chromidien besetzt wird.

Die Ausstoßung chromatischer Substanz aus dem Kern scheint auf zweierlei Weise vor sich gehen zu können. Entweder durchbrechen einzelne Chromatinkörnchen die Kernwand, oder aber es schnürt sich ein Stück vom Kern ab.

Mit diesen Kopfzellen dürfen die in der Gegend des Gehirns gelegenen ein- oder zweikernigen **Drüsenzellen** nicht verwechselt werden. Sie liegen unter der Cuticula und begleiten diese in Gestalt eines in der Hauptsache einschichtigen Ringes. Sie erreichen eine bedeutende Größe. Ihr Plasma ist vacuolär und wird von Chromidien durchsetzt. Die hellen Kerne bergen einen großen, dunklen Nucleolus. Die Bedeutung der Drüsenzellen liegt vielleicht in der Abscheidung von Blutflüssigkeit.

IV. Nervensystem.

Das Nervensystem der Rotatorien ist noch nicht bei gar vielen Formen näher bekannt, und besonders die Kenntnis seiner feineren Histologie liegt noch sehr im argen. Von wichtigen Arbeiten sind hier hauptsächlich die hervorragenden Untersuchungen ZELINKAS (45, 46, 47) zu nennen, sowie die Beiträge, die GAST (16) und HLAVA (23) geliefert haben.

Das Nervensystem zerfällt in ein centrales und ein peripheres. Zu letzterem rechne ich alles, was nicht ganz im Verbande des Gehirns sich befindet, wenn auch diese Einteilung in meinen Ausführungen nicht immer bis ins kleinste respektiert werden wird.

A. Centralnervensystem.

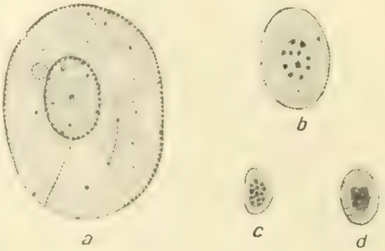
Das Centralnervensystem oder Gehirn von *Eosphora* ist sowohl am lebenden, wie am konservierten Objekt recht schwer nachzuweisen, und Beauchamp (3) ist der einzige, der seine Konturen ungefähr richtig erkannt hat. Das Gehirn liegt, wie bei allen Rotiferen, auf der Dorsalseite, dem Vorderende des Tieres stark genähert (Fig. 1 *Ce*) und überdacht einen Teil des Mastax (*ma*), von dem es aber normalerweise durch einen Zwischenraum getrennt ist. Von der Rückenseite betrachtet, hat es die Form eines quer verbreiterten, nach hinten sich etwas verjüngenden Vierecks, welcher Umriß sich auch aus den Frontalschnitten (Taf. XI, Fig. 8,1—8,4 *Ce*) ergibt. Zu diesen ist zu bemerken, daß sie nicht rein frontal durch das Ganglion geführt sind, weil dessen Längsausdehnung nicht mit der des ganzen Tieres zusammenfällt. Das Gehirn beschreibt vielmehr einen Bogen von vorn und ventral nach hinten und dorsal (Taf. XII, Fig. 10 *Ce*); der nicht ganz mediane Sagittalschnitt (Taf. XII, Fig. 13) läßt das sich nach vorn in einen Nerven fortsetzende Gehirn (*Ce*) in seiner ganzen Ausdehnung erkennen, seine birnförmige, hinten etwas zugespitzte Gestalt und seine vorn fast ebene ventrale Fläche, die sich dann in einem eleganten Bogen nach dorsal umschlägt. Das Ganglion hat durchschnittlich eine größte Länge von 35 μ, eine Breite von 66 μ und eine Höhe von 20 μ, also recht ansehnliche Dimensionen.

Das Centralnervensystem läßt eine periphere Rindenschicht und eine centrale Fasersubstanz unterscheiden. Wir wollen zunächst der ersteren unsre Aufmerksamkeit schenken.

1. **Rindenschicht**. Die Rindenschicht setzt sich aus verschiedenartigen Zellen zusammen, von denen wir vier Typen unterscheiden können (Textfig. 4).

Der erste Typus (a) gleicht in seiner Histologie so vollkommen den Kopfzellen, daß ich darauf nicht nochmals näher einzugehen brauche. Auch hier ist ein intracelluläres Balkenwerk, ein Chromidialapparat usw. zu konstatieren. Die Größe dieser Zellen (durchschnittlich etwa 9 μ) und ihre äußere Form ist erheblichen Schwankungen unterworfen.

Der zweite Typus (b) unterscheidet sich von dem vorhergehenden schon rein äußerlich durch seine bedeutend geringere Größe, die im Durchschnitt nur etwa 5 μ beträgt. Dabei dürfte der Kern relativ etwas größer sein als beim Typus **a**. Aber die Verschiedenheiten beschränken sich nicht nur auf solche Äußerlichkeiten. Der Kern ist sehr hell, und die chemische Beschaffenheit seiner chromatischen Substanz differiert von der des vorigen Typus. Die Körner färben sich nämlich erheblich intensiver, wovon man sich beliebig oft überzeugen kann, und treten deshalb mehr hervor. Auch in ihrer Anordnung weichen sie ab. Die Chromatinkörnchen haben zwar hier ebenfalls eine große Neigung, sich der Kernwand anzuschmiegen, aber nur selten kommt es zur Bildung einer derart deutlichen chromatischen Randzone, wie sie in den Kopfzellen und den Kernen des ersten Typus auftreten kann. Die einzelnen Körnchen folgen vielmehr meist in einem gewissen Abstand aufeinander, so daß jedes gut für sich allein gesehen werden kann. Das Liningerüst ist nur recht schwach entwickelt. Wie der Kern, so ist auch das Plasma ganz hell und macht an und für sich einen homogenen Eindruck. Die Fäden, die es hauptsächlich in radialer Richtung durchziehen, entsprechen ganz bestimmt dem intracellulären Balkenwerk, nur daß es hier in feinerer Weise zur Ausbildung gelangt. In einigen Zellen war es nicht mehr mit Bestimmtheit nachzuweisen. Desgleichen erreicht der Chromidialapparat keine so starke Entwicklung wie in den größeren Zellen. Öfters sind die Chromidien nur auf die Zellwand beschränkt und können dort in verschiedener Masse und Dichtigkeit vorhanden sein.



Textfig. 4.
Schema der Gehirnzellen.

Der nächste Typus (c) zeichnet sich besonders durch seine noch geringere Größe (etwa 2—3 μ), durch einen sehr chromatinreichen und nicht mehr ganz hellen Kern aus. Sein Chromatin besitzt ungefähr dieselben färberischen Eigenschaften wie beim Typus b. Lininfäden sind nur schwer zu sehen. Das Plasma ist wieder ganz hell, jedoch öfters nicht aufzufinden. Dies hängt wohl unter anderm mit der nur spärlichen Ausbildung von Chromidien zusammen, die ja, soweit sie wandständig sind, die Schärfe einer Zellgrenze sehr zu erhöhen vermögen. Das Balkenwerk ist nur schwach entwickelt.

Der häufig unregelmäßige Kern des vierten und letzten Typus (d) ist infolge der Anreicherung von Chromatin und dessen hervorragender Färbbarkeit sehr dunkel und umschließt oft gar keine oder nur kleine hellere Stellen. Die Nucleinkörnchen liegen häufig so dicht, daß sie als fast homogene Masse imponieren können. Das helle und öfters nicht nachweisbare Plasma ist arm an Chromidien und Balkenwerk. Die durchschnittliche Größe der Zellen beträgt etwa 3 μ.

Da das allen Gehirnzellen, wenn auch in verschieden mächtiger Ausbildung, zukommende intracelluläre Balkenwerk dem der Kopfzellen ganz gleich ist, so kann es keine specifisch nervöse Struktur darstellen, und nichts spricht gegen die Annahme, daß es auch hier eine Stützfunktion zu erfüllen hat. Das Gehirn wird nämlich bei der Kontraktion des Tieres einem manchmal recht beträchtlichen Druck ausgesetzt, und zwar wächst dieser mit dem Grade der Kontraktion. Die Wirkung einer schwachen Kontraktion auf das Ganglion zeigt Fig. 4,2 (Taf. X). Auf seiner Dorsalseite liegen vier Drüsenzellen (*Dz*), eingekeilt zwischen Cuticula und Gehirn (*Ce*), und haben, wo sie mit ihm zusammenstoßen, seichte, muldenartige Eindrücke hervorgerufen. Als ventraler Gegendruck wirken die lateralen Teile des Mastax (*ma*). Der vorhergehende Schnitt (Taf. X, Fig. 4,1) zeigt genau dasselbe, ohne daß aber der Kaumagen und alle Drüsenzellen berücksichtigt worden wären. Durch einen postvitalen Vorgang, gewissermaßen durch ein Einsinken, können diese Eindrücke schon deshalb nicht zustande gekommen sein, weil sie nur bei kontrahierten Tieren auftreten, bei denen also der Mastax stets der Ventralseite des Ganglions anliegt und auch dort Formveränderungen hervorrufen kann. Es wäre nun natürlich ganz verkehrt, zu sagen, das Balkenwerk sei kein Stützorgan, weil es ja Deformationen doch nicht verhindern könne. Denn wer will behaupten, daß bei Abwesenheit der Fäden die Druckwirkung nicht noch eine viel stärkere wäre! Keinesfalls stellen sie Neurofibrillen vor, wie sie z. B. Apáthy (1) beschreibt. Dagegen spricht der im wesentlichen radiäre Verlauf der Balken, die sich niemals in Gestalt einer oder mehrerer Primitivfibrillen auf die von den Ganglienzellen abgehenden centralen und peripheren Ausläufer fortsetzen. Ich bestreite nicht die mögliche Anwesenheit von Neurofibrillen, wenn ich auch bei den von mir geübten Methoden nichts davon wahrnehmen konnte.

Die Zellen der Rindenschicht sind, soweit nicht unpaar und dann median gelegen, symmetrisch verteilt. Das ist ja an und für sich nichts besonders auffallendes, und einige Autoren haben auch von der Symmetrie der Kernzahl und ihrer Lage — die zugehörigen Plasmakörper wurden auf Schnitten noch nie gesehen — im Rädertiergehirn Notiz genommen. Aber damit hat es hier ebensowenig sein Bewenden, wie bei den Kopfzellen. Die einzelnen Elemente der linken und rechten Ganglionhälfte entsprechen sich vielmehr auch ganz genau in ihrer Form, Größe, in ihrem färberischen Verhalten und natürlich auch in ihren Fortsätzen. Schon Apáthy (1) hat auf ein derartiges Verhalten des Centralnervensystems (S. 531) und der meisten Ganglienzellen im Bauchstrang (S. 595) der Hirudineen hingewiesen. Ferner beschäftigte sich Goldschmidt (18; 19, S. 98) eingehend mit den fast minutiösen Übereinstimmungen im *Ascaris*-Nervensystem und spricht sogar von einer symmetrischen Ausbildung des Chromidialapparates. Es steht ganz fest, daß auch bei *Eosphora* die innere Beschaffenheit entsprechender Zellen in allen wesentlichen Zügen die gleiche ist und daß sie oft sogar in Einzelheiten der Struktur miteinander übereinstimmen. Ob aber diese Übereinstimmung so weit geht, daß sämtliche korrespondierenden Zellen z. B. dieselbe Anzahl gleich großer und -verteilter Chromatinkörnchen im Kern, Chromidien im Plasma besitzen, muß dahingestellt bleiben. Ganz unwahrscheinlich ist es nach dem, was ich gesehen habe, nicht. Bei der Prüfung der Zellsymmetrie ist mir aufgefallen, daß in ihrem Umriß übereinstimmende Zellleiber nicht immer ebensolche Kerne bergen und umgekehrt. Eine geringe Abweichung der Schnitte von der Symmetrieebene wird wohl bei den Kernen infolge ihrer geringeren Größe meist einen stärkeren Ausdruck finden, als bei der plasmatischen Umrahmung, und doch bin ich zu der Annahme geneigt, daß die Lage des Kernes im Plasma nicht stets absolut symmetrisch ist.

Die weiter oben geschilderten Arten von Gehirnzellen sind nicht immer so scharf voneinander geschieden, daß stets ohne weiteres über ihre Zugehörigkeit zu einem bestimmten Typus entschieden werden könnte. Es sind vielmehr zahlreiche Übergangsformen vorhanden, und besonders die Typen c und d sind oft schwer auseinander zu halten. Doch trotz der vermittelnden Stadien kann es keinem Zweifel unterliegen, daß den vier Typen verschiedene nervöse Funktionen zukommen. Ich sage mit Absicht »nervöse« Funktionen, weil nirgends mit einiger Wahrscheinlichkeit nichtnervöse Elemente aufzufinden waren.

Bei der herrschenden Symmetrie ist es so gut als selbstverständlich, daß, abgesehen von den unpaaren, immer zwei Zellen dieselbe Funktion obliegt. Den großen Verschiedenheiten nach zu urteilen, müssen die Funktionen der vier Zelltypen, wenigstens soweit sie extrem ausgebildet sind, erheblich differieren. Aber auch innerhalb ein und desselben Typus kann man Unterschiede feststellen, die natürlich bedeutend feiner sein werden, aber immerhin noch beredt für eine besondere Funktion der betreffenden Zellen sprechen. Für solche Feststellungen eignen sich hauptsächlich Vertreter des Typus b, können aber auch in allen andern gemacht werden. Es kommt eben ganz darauf an, was dem individuellen Auge des Beobachters als bemerkenswerte Abweichung auffällt. Ich werde diejenigen Zellen des Typus b, die nach meinem Empfinden isoliert dastehen, als »Centren« bezeichnen und verstehe also darunter Zellen, die sich hinsichtlich des Kernes oder Plasmas in ausgeprägter Weise von allen übrigen desselben Schnittes unterscheiden, einmal durch die Menge des Chromatins im Kern und dann besonders durch ihr Verhalten den Tinktionsmitteln gegenüber. Denn eine specifische Ganglienzellenfunktion wird auch einen verschiedenen Chemismus der Zellen voraussetzen, der in ihrer Reaktion auf Farbstoffe seinen sichtbaren Ausdruck findet. Jedes der Centren besteht aus zwei oder vier symmetrisch ausgebildeten Zellen. Die paarweise Differenzierung ist, wie schon gesagt, nicht nur auf den Typus b beschränkt, sondern so weit gediehen, daß es auf einem Schnitt nur wenige sich in ihrer Struktur gleichende Zellen gibt. Aber man müßte schon ein Künstler in der graphischen Darstellung sein, um all die Unterschiede einigermaßen instruktiv und doch naturgetreu wiedergeben zu können.

Wir wollen uns nun der näheren Betrachtung zuwenden und zuerst Fig. 8,3 (Taf. XI) ansehen. Das Gehirn (*Ce*) besteht hier zumeist aus Zellen des Typus a und b, und zwar wurden erstere mit dem Ton gedeckt, der sie hinsichtlich ihrer Färbung von den letzteren unterscheidet. In den hellen Zellen (Typus b) und auch in vier Zellen (Nr. 2 und 3) des Typus a wurden die Kerne ausgezeichnet, während die Histologie des Plasmas überall vernachlässigt wurde. Die paar kleinen hellen und lediglich im Umriß gezeichneten Kerne sind nur angeschnitten und gehören wahrscheinlich zum Typus b. Um allzu große Komplikationen zu vermeiden, wurden einige Zellgrenzen weggelassen oder nur zum Teil vermerkt. In der Mitte des Gehirns befindet sich die homogen gehaltene Fasersubstanz (*Fs*).

Die Trennung zwischen den größeren dunklen Zellen und den kleineren hellen ist hier fast allgemein recht scharf, und ein Blick auf die Figur läßt sofort die Art ihrer Verteilung erkennen. Die hellen Zellen liegen innen und begrenzen die Fasersubstanz, die dunklen mehr peripher; nur in der vorderen Medianlinie und dem mittleren Abschnitt der hinteren Gehirnregion vermißt man die dunklen Zellen. Diese Anordnung werden wir stets wieder treffen, wenn es auch vorkommen kann, daß eine oder die andre Zelle vom Typus b mehr peripher gelegen ist. Niemals jedoch bildet eine zweifellose Zelle vom Typus a die Scheide zwischen Rindenschicht und Fasersubstanz.

Das wirkliche Größenverhältnis zwischen den beiden letzteren ist dieser Figur nicht zu entnehmen, da der Schnitt im wesentlichen noch durch die Rindenschicht geführt ist. Der folgende (Fig. 8,4 *Ce*) zeigt andre Proportionen, aber erst bei Besprechung der Querschnitte wollen wir uns über die Schichtigkeit der zelligen Rinde orientieren.

Die Zellenzahl (Fig. 8,3) ist auf beiden Ganglionhälften fast dieselbe. Eine geringe Differenz wird nur dadurch hervorgerufen, daß die rechte hintere Ecke des Gehirns schlecht getroffen wurde und deshalb undeutlich ist.

Viele der Zellen zeigen eine sehr hübsche paarweise Symmetrie der Größe und Form, und wenn diese nicht überall eklatant ist, so darf es nur der nicht ganz glücklichen Schnittführung zugeschrieben werden. Wir wollen einige Zellen herausgreifen und sie auf ihre Symmetrie hin prüfen, wobei ich den Vergleich der Kerne und ihrer Struktur meist dem Leser überlasse. Jedes zu nennende Zellpaar ist mit derselben Zahl versehen.

Zuerst die Zellen vom Typus a. Ganz nahe der Medianebene liegen zwei sich völlig entsprechende Zellen (1) mit einer geraden vorderen Kante. Ihnen zur Seite befinden sich zwei ovale, schräg orientierte, 11 μ große Zellen (2), deren Kerne fast übereinstimmend gebaut sind. Das gleiche ist bei den beiden nächsten Zellen (3) der Fall. Sie überlagern die vorhergehenden etwas und harmonieren recht hübsch in ihrer Gestalt. Auch die Zellen Nr. 4 ähneln sich sehr in ihrer Form, was man von den folgenden (5) nicht mit derselben Berechtigung behaupten kann. Dagegen ist die Ähnlichkeit der nach außen zugespitzten und innen abgerundeten Zellen Nr. 6 wieder eine auffallende.

Von Zellen der andern Typen sind zunächst die beiden kleinen, an ihrer Außenfläche abgerundeten Kerne Nr. 7 anzuführen. Sie befinden sich dicht nebeneinander zu beiden Seiten der Mittellinie und begrenzen die Fasersubstanz. Ein Plasmahof war nicht nachzuweisen. In ihrer Form und Struktur gleichen sich die Kerne fast spiegelbildlich. Sie sind chromatinreich, nicht ganz hell und gehören zum Typus c, der aber, ebenso wie Typus d im Gehirn keine große Rolle spielt. Sie werden berührt von zwei schräg gerichteten, ovalen und hübsch symmetrischen Zellen (8). Diese, und alle folgenden, sind Vertreter des Typus b. Auch die an ihrem medianen Pole zugespitzten Zellen Nr. 9 zeigen eine sehr große Übereinstimmung in ihrer Form, die vielleicht bei den nächsten (10) noch ausgesprochener ist. Wenn auch die rechte der Zellen Nr. 11 etwas gedrungener erscheint, so entsprechen sie sich doch in unverkennbarer Weise. Besonders charakteristisch ist ihre in die Fasersubstanz ein wenig vorspringende Spitze. Einen denkbar höchsten Grad von Symmetrie haben die Zellen Nr. 12 erreicht, die eine Länge von 6 μ besitzen. Man muß ihren etwas absonderlichen sechsseitigen Umriß und das gegenseitige Verhältnis der Kanten beachten, um die bestehende Übereinstimmung richtig würdigen zu können. Auch die Größe, Form, Lage und Struktur der Kerne ist fast genau ebenmäßig. Mit dem Grade der Übereinstimmung der nächsten Zellen (13) mag man ebenfalls zufrieden sein. Bemerkenswert ist die Abschüssigkeit der einen Fläche. Ein Vergleich der Zellen Nr. 14 fällt genau so positiv aus, wie bei dem letzten Paare (15).

Der vorhergehende Schnitt (Fig. 8,2 *Ce*) geht ganz durch die Rindenschicht und enthält fast nichts mehr von der Fasersubstanz. Verschiedene Zellgrenzen wurden teils freiwillig, teils notgedrungen ignoriert. Die Zellen sind links und rechts in gleicher Zahl vorhanden und zeigen neben manchem abweichenden auch hübsche Übereinstimmungen. Ich verweise nur auf die mit 1, 2, 3, 4, 5 und 6 bezeichneten Elemente. Besonders interessant durch ihre Ausdehnung und Fortsätze sind einige an den vorderen Ecken des Gehirns gelegene Zellen. Da ich, und wohl mit Recht, annehme, daß sich der Leser in dem Wust von Zellen nicht zurechtfinden kann, so füge ich von dieser Partie eine Separatzeichnung bei, in der mit einer Ausnahme jede Zelle anders koloriert ist (Fig. 8,2 *A*).

All diese Zellen gehören dem Typus a an. Am tiefsten liegt die spindelförmige braune Zelle (*a*), die das Gehirn kaum überragt. Sie ist nur auf der linken Seite sichtbar; ihr angeschnittener Kern wurde weggelassen. Bei etwas höherer Einstellung kommen die beiden blauen Zellen *b* zum Vorschein. Sie haben eine gestreckte Form und sind bipolar. Der eine Fortsatz ist centralwärts gerichtet, der andre zieht nach der Peripherie und verläßt den Verband des Ganglions. Die ganze Zelle mißt 28 μ. In gleicher Höhe befinden sich die gelben Zellen *c*. Rechts ist nur der Kern gezeichnet, weil die Plasmazone durch eine sie bedeckende Drüsenzelle (Fig. 8,2 *Dz*) undeutlich gemacht wird. Die linke birnförmige Zelle ist unipolar und überschreitet mit ihrem spitzen Ende die Gehirngrenze. Nun folgen die beiden größten und bipolaren grünen Zellen (*d*), deren Kerne mit denen zweier andrer Zellen zusammenfallen und deshalb ignoriert wurden. Sie sind von ungefähr sichelartiger Gestalt und ziehen sich nach innen in zwei lange kräftige Fortsätze aus. Nach außen verjüngt sich jede Zelle zu einer Spitze, und vornehmlich die rechte tritt deutlich aus dem Gehirn heraus. Bei einer Gesamtlänge von 32 μ erstrecken sie sich fast über das ganze

Centralorgan. Die linke kernlose und gelb gehaltene Zelle *e* ist wieder unipolar, ebenso die beiden schwarzen mit *f* bezeichneten, die nur wenig über das Gehirn hervorsehen. Am höchsten liegen die rot umrahmten Zellen *g*. Sie sind ganz in das Ganglion eingeschlossen und entsenden keine Fortsätze.

Im Anschluß an diese an den Vorderecken gelegenen Zellen sollen gleich noch zwei andre Erwähnung finden (Taf. XI, Fig. 9). Die Figur stellt einen 10 μ dicken Frontalschnitt durch das hintere Ende des Gehirns (*Ce*) vor, der einer andern Serie als der bisher geschilderten entnommen ist. Dieser Schnitt steht ungefähr in der Mitte zwischen den Figuren 8,2 und 8,3. Das Ganglion birgt an seinen hinteren Ecken zwei ansehnliche unipolare Zellen, von denen die linke, 33 μ große, einen längeren Fortsatz nach hinten und lateral entläßt. Die beiden Linien, von denen die Zellen quer durchzogen werden, repräsentieren die Gehirngrenze bei etwas höherer Einstellung.

Wir haben also jetzt Zellen von manchmal exorbitanter Größe kennen gelernt, die teils unipolar sind, teils bipolar und dann auch nach innen einen Ausläufer schicken. Man geht wohl nicht fehl in der Annahme, daß dieser Fortsatz sich der Fasersubstanz zuwendet, und in der Tat lassen sich die Zellen *d* (Fig. 8,2*A*) bis an Elemente der Fasersubstanz (*Fs*) verfolgen, aber niemals konnte eine Verschmelzung zwischen diesen und Zellfortsätzen beobachtet werden. Mehr als bipolare Ganglienzellen sind mir nicht begegnet.

In der Querschnittserie 3 treffen wir die ersten sicheren Spuren des Gehirns (*Ce*) auf Fig. 3,4 (Taf. IX). Sie bestehen aus einer im wesentlichen einschichtigen Reihe von streng symmetrisch verteilten Kernen, die dem Typus b am nächsten stehen. Ventralwärts geht ein kräftiger, in der Mitte eingeschnürter, faseriger Stiel ab, der mit einigen Kernen besetzt ist. Ob auch die fünf größeren, etwas höher liegenden Zellen (*Z*) nervös sind, muß ich, wie schon einmal gesagt, dahingestellt sein lassen.

Das nächste Bild (Fig. 3,5) läßt schon bedeutend mehr Gehirnsubstanz (*Ce*) erkennen, wenn auch das Ganglion noch nicht überall scharf umschrieben ist. Daher kommt es, daß die Zugehörigkeit der seitlichen Zellen *Z* zum Gehirn fraglich geblieben ist. Im übrigen sind die nervösen Elemente fast ausnahmslos symmetrisch angeordnet, und schon hier können wir unsre vier Zelltypen unterscheiden (Zelle *a*, *b*, *c* und *d*). In der dorsalen Medianlinie liegt ein unpaarer Kern. Unter ihm befinden sich vier innig miteinander verbundene Zellen (C_1), zwei größere und zwei kleinere, die zusammen ein »Centrum« darstellen.

Ihr Plasma ist eigentümlich getönt und homogen, die Chromatinkörner in den nicht ganz hellen Kernen sind groß und sehr dunkel. Am besten werden diese Zellen zum Typus b gerechnet. Von Interesse sind vier größere, in einer Linie gelegene Zellen (1). Ihr Plasma erscheint ausgesprochen vacuolär, und doch sind sie nicht drüsig, weil diese Plasmastruktur nicht konstant ist und weil bei *Eosphora* alle secernierenden Zellen stets einen Nucleolus bergen. Einen gewissen Gegensatz hierzu bildet z. B. die Zelle Nr. 2. Es gehört immerhin schon fast zu den Seltenheiten, daß Gehirnzellen mit einem so deutlichen Kernkörper ausgestattet sind. In Zelle 3 befindet sich neben dem Nucleus ein großes vacuolenähnliches Gebilde, dessen Peripherie chromidiale Elemente besetzen. Es entspricht genau den in den Kopfzellen vorkommenden Bildungen.

Auf Fig. 3,6 (Taf. X) nun ist das Gehirn (*Ce*) ringsum wohl begrenzt. Es stellt einen dorsal konvexen, ventral fast geraden Komplex mit einer kleinen Vertiefung in der Rückenmittellinie dar. Das Ganglion wird in seiner ganzen Ausdehnung von einer feinen, strukturlosen Membran umgeben, die immer, und besonders gut auf Querschnitten, nachweisbar ist. Auch Daday (10) sah bei *Pedalion* — ich zitiere nach Levander (28, S. 24) — ein zartes Gehirnhäutchen, hat jedoch mit seiner Angabe, wohl zu Unrecht, keinen Glauben gefunden.

Um das fein-histologische Original nicht durch zahlreiche Bezeichnungen zu verunstalten, wurden vom Gehirn dieses und des folgenden Schnittes (Taf. X, Fig. 3,7) besondere Konturzeichnungen (Fig. 3,6*A* und 3,7*A*) gegeben. Auf jeder von diesen sind je zwei sich entsprechende Zellen mit derselben Zahl versehen. Die Centren wurden durch Schraffur besonders hervorgehoben.

Die Rindenschicht (Fig. 3, 6), die einen großen Teil der ventralen Gehirnpartie ganz frei läßt, besteht dorsal aus zwei Schichten, verbreitert sich seitlich und ventralwärts und setzt sich dort aus drei Zelllagen zusammen. Von diesen umfaßt nur die innere Lage Zellen des Typus b, die mehr oder weniger unregelmäßig gegen die Faserschicht (Fig. 3,6*A Fs*) vorspringen. Eine Zelle (1) dieser Klasse liegt unpaar in der dorsalen Medianlinie. Ihre Plasmagrenze ist allerdings nicht zu konstatieren, denn das den Kern umgebende helle, kreisrunde Gebilde (*ArS*) fällt in eine andre Ebene und hat nichts mit ihm zu schaffen. Auch der zu den Kernen Nr. 10 und 18 gehörende plasmatische Leib war nicht aufzufinden. Sie sind Vertreter des Typus c, die stets nur entweder dorsal, und dann links und rechts von der Medianlinie, liegen oder ventral der Gehirnmembran unmittelbar ansitzen. Sie stehen immer in direkter Berührung mit der Faserschicht.

Die Form der Zellen ist so mannigfaltig, daß es wohl am besten ist, einfach auf die Zeichnung zu verweisen, und auch der Text betreffs der Struktur kann nach dem schon Gesagten kurz ausfallen. Überall sehen wir das Balkenwerk; daß es im allgemeinen in den inneren kleineren Zellen bedeutend schwächer entwickelt ist, als in den äußeren, hängt wahrscheinlich mit der herrschenden Verteilung der Zellen zusammen. Denn der Druck, den das Gehirn bei Kontraktion des Tieres erleidet und dessen Zustandekommen schon behandelt worden ist, muß zweifellos hauptsächlich von den peripheren Zellen ausgehalten werden. Nur die dorsale Mittellinie des Ganglions, in der ein Kanal (*ArS*) verläuft, entbehrt schützender Zellen, die auch ganz überflüssig sein würden, weil oberhalb dieser mittleren Region die den Druck unmittelbar ausübenden Drüsenzellen (*Dz*) stets fehlen (z. B. Fig. 4,2, Taf. X).

Chromidien sind, besonders in den Zellen des Typus a, meist reichlich vorhanden und häufig über eine größere Strecke und in dichter Folge peripher angeordnet. Das kommt dann der Schärfe der Zellgrenzen sehr zustatten. Die beiden Zellen Nr. 6 enthalten je eines der schon mehrmals genannten vacuolenähnlichen Gebilde, und zwar in symmetrischer Ausbildung. Sie sind, natürlich abgesehen von den Kopfzellen, auf die Zellen des Typus a beschränkt, ebenso wie die mehr kernartigen kleinen Komplexe, die, in Größe und Lage fast spiegelbildlich gleich, den Kernen in den Zellen 3 und 6 sich eng anschmiegen. Ich möchte glauben, daß es sich hier tatsächlich um abgeschnürte Kernstücke handelt. Der Zustand des Kernes vor ihrer Entstehung wird wohl dem der rechten Zelle 9 von Fig. 4,2 ähnlich gewesen sein. Dieser Kern trägt einen, ich möchte fast sagen, schornsteinartigen Aufsatz, der aber kontinuierlich in die Hauptmasse des Nucleus übergeht. Bildet sich nun an der Basis dieser Erhebung eine Demarkationslinie, so resultieren Stadien, wie wir sie vorher gesehen haben. Ob so ein Fortsatz seine Entstehung einer aktiven Bewegung des Kernes verdankt, oder ob er infolge Abschnürung der angrenzenden oberflächlichen Kernpartien wie eine Landzunge übrig geblieben ist, ist ja zunächst gleichgültig. Ich für meine Person neige der ersteren Auffassung zu, weil ich nie Kernfragmente sah, die das Niveau des Nucleus nicht überragt hätten. Vielleicht hat der Kern der Kopfzelle kz_1 (Fig. 3,6, Taf. X) sich eben angeschickt, einen Fortsatz auszutreiben.

Wie bei den Kopfzellen, so kann man bei allen Arten von Gehirnzellen gelegentlich auch einzelne Chromatinkörnchen beobachten, die im Begriffe zu sein scheinen, den Kern zu verlassen. Der Kern der Zelle 2 von Fig. 3,5 (Taf. IX), enthält an seiner Peripherie drei Körnchen, von denen das dorsale auf der Kernplasmagrenze liegt, während die beiden andern die Passage durch die Wand wohl schon bestanden haben.

Wir kehren nun zur Fig. 3,6 zurück und wenden uns der Besprechung der Centren zu. Davon sind im ganzen drei vorhanden. Das erste (C_2; die Centren werden durchnumeriert) besteht aus zwei Zellen, die sich nicht ohne weiteres dem Typus b einreihen lassen. Ihr sehr heller Kern umschließt nur wenige, kleine, nicht stark hervortretende Chromatinkörnchen und wird von einem lichten Plasmahof, der nichts Besonderes an sich hat, umgeben. Dieses Centrum ist vielleicht am leichtesten von allen übrigen auf andern Serien immer wieder in gleicher Ausbildung nachzuweisen. Als weiteres Centrum lasse ich die beiden Zellen C_3 fungieren, die ihrer tieferen Lage wegen nur durch einen roten Strich (Fig. 3,6 *A*) markiert sind. Die betreffende Zelle der linken Seite wird durch Fig. 3,6 *B* veranschaulicht. Bei dieser Einstellung wird Zelle C_3 umrahmt von den Zellen 3, 5, 14 und C_4. Was sie charakterisiert, ist ihr, wenigstens im dorsalen Teil, geradezu leuchtend helles und nicht genau wiederzugebendes Plasma. Ich habe es dort ganz homogen, d. h. ohne Balkenwerk, eingetragen, weil nur einige ganz feine Fäden vorhanden sind. Das dritte Centrum (Fig. 3,6 C_4) zeichnet sich aus durch einen sehr hellen Kern mit spärlicher, aber hervorragend stark tingierbarer Nucleinsubstanz. Das Plasma ist hell.

Jede Ganglionhälfte umfaßt einschließlich der Zellen C_3 20 Zellen. Hierzu kommt noch der unpaare mediane Kern Nr. 1, so daß also im ganzen 41 Zellen vorhanden sind. Dank der nicht einwandfreien Schnittführung ist die Symmetrie ihrer Form und Größe nicht so schön ausgeprägt, wie ich sie schon auf andern Serien beobachtet habe. Auch ist die rechte Gehirnhälfte etwas größer als die linke. Als hübsche Beispiele für ebenmäßige Entwicklung möchte ich die Zellen Nr. 3, 4, 6 und 14 nennen.

Nur selten schließen die einzelnen Elemente lückenlos aneinander, sondern sie lassen meist kleine Räume zwischen sich frei. Diese werden durch eine helle Grundsubstanz ausgefüllt, für deren Bildung ich aber keine bestimmten Zellen verantwortlich machen kann. In ihr sieht man häufig feinste Fäden verlaufen, die eine Verbindung unter den Zellen herzustellen scheinen. Auf der rechten Seite z. B. zieht ein Faden von Zelle 5 zu 6, und ein andrer von 6 zu 14, so daß ein Kreuz entsteht.

Nun noch einige Maße. Die Zellen 6 haben eine größte Ausdehnung von 9 μ, 14 von 11 μ, 15 von 4 μ und die Zellen 17 von 6 μ.

Die Ausdehnung und Form des Gehirns auf dem nächsten Schnitt (Taf. X, Fig. 3,7) ist fast dieselbe wie vorher. Es ist etwas höher, und seine ventrale mittlere Partie beschreibt eine Konkavität. Die Zweischichtigkeit der Rinde ist beinahe streng durchgeführt. Auch hier können wir uns wieder davon überzeugen, daß außen im wesentlichen nur Zellen des Typus a liegen, während die innere Schicht ausschließlich von Zellen des Typus b und c aufgebaut wird. Zu diesem letzteren gehören die zwei kleinen dorsalen Zellen Nr. 23 (Bezeichnungen s. Fig. 3,7*A*), die ihnen gegenüberliegenden (15) und die beiden mehr lateral gelegenen Kerne Nr. 14. Über das Plasma zerstreute Chromidien sind nur recht spärlich vorhanden, und besonders die inneren Zellen sind fast ganz davon entblößt. Dagegen treten uns wandständig angeordnete Körnchen wieder in ziemlich reichlicher Menge entgegen.

Das Gehirn dieses Schnittes setzt sich aus 48 Zellen, je 24 links und rechts von der Medianebene, zusammen, von denen sich einige in Form und Größe gut entsprechen, so z. B. die Zellen C_2. Sie stellen zweifellos die Fortsetzung der gleich bezeichneten Elemente von Fig. 3,6 (Taf. X) dar. Die dort für dieses Centrum angeführten Charakteristika sind auch hier unschwer nachzuweisen: Sehr heller Kern, relativ wenig und nicht stark tingierbare chromatische Substanz. Im übrigen will ich es mir versagen, bei andern als für Centren in Anspruch genommenen Zellen die Frage zu diskutieren, ob sie schon von dem vorhergehenden Schnitt getroffen werden, weil ich über ihre Identität nicht immer sicher entscheiden konnte. Ein neues Centrum lernen wir in den symmetrischen Zellen C_5 kennen. Von seiner Schraffur wurde wegen der in diesem Falle damit verbundenen Unklarheiten Abstand genommen. Die zwei Zellen liegen tiefer, können also mit C_4 von Fig. 3,6 nicht identisch sein, obwohl beider Charakter in nicht übler Weise übereinstimmt. Denn auch hier umschließen die hellen Kerne Chromatinkörnchen von exquisiter Affinität zu den Farbstoffen. Die einzelnen Granula sind meist besonders groß, während das Plasma nichts Typisches zeigt.

Recht bezeichnend für die paarweise Übereinstimmung der Form sind die Zellen Nr. 1 mit ihren drei scharfen Ecken. Sie werden teilweise unterlagert von zwei halbkreisförmigen Zellen (2), deren Kerne nicht eingetragen wurden. Es folgt jederseits eine kleinere, die Oberfläche nicht ganz erreichende unipolare Zelle (3). Sie endigt centralwärts mit einer feinen Spitze und gehört zum Typus b. Die dreikantige Gestalt der Zellen Nr. 4 wird von den Kernen, die durch einen starken chromatischen Wandbelag ausgezeichnet sind, bis zu einem gewissen Grade repetiert. Um dem wirklichen Verhalten möglichst nahe zu kommen, hätte ich die einzelnen Körnchen noch etwas gedrängter zeichnen müssen, aber der Klarheit wegen ist dies, wie öfters, unterblieben. Lateral von diesen Zellen liegt je eine ovale und schräg orientierte (5).

Bis jetzt waren sowohl Form als Lagebeziehungen entsprechender Zellen ziemlich die gleichen. Nun kommen einige Abweichungen. Während die rot umrandete Zelle Nr. 6 der rechten Seite nur teilweise von der folgenden (7) bedeckt wird, liegen sie links völlig übereinander. Ich habe dort von der ovalen Zelle 7 nur den centralen und peripheren Abschnitt, der die Zelle 6 überragt, eingetragen, um letztere möglichst scharf hervortreten zu lassen. Sie darf deshalb einiges Interesse beanspruchen, weil sie zweifellos den Eindruck einer Drüsenzelle, allerdings ohne ganz typischen Kern, macht. Wenn ich nun auch dieser Zelle, ebenso wie denen Nr. 1 von Fig. 3,5 (Taf. IX), einen secretorischen Charakter abspreche, so geschieht es wegen der Nichtkonstanz ihrer Struktur und in Berücksichtigung der anders gearteten rechten Zelle. Ich bin überzeugt, daß die scheinbar vacuoläre Beschaffenheit des Plasmas hier lediglich durch eine mächtige Entwicklung und ausschließlich radiäre Anordnung des zum Teil mit Chromidien besetzten Balkenwerks vorgetäuscht wird. Die kernlosen Zellen 8 und 10 der linken Seite sind deutlich unipolar, lassen jedoch ebensowenig einen nach central gerichteten Fortsatz erkennen, wie irgend eine andre Gehirnzelle auf meinen Querschnitten. Die Plasmaleiber für die Kerne 11 und 12 wurden notgedrungen, für die Kerne 17 absichtlich vernachlässigt. Welchem Typus sie angehören, ist ungewiß.

Mit dem nächsten Schnitt (Fig. 3,8) nähern wir uns dem Hinterende des Ganglions, und deshalb nehmen die zelligen Elemente auf Kosten der Fasersubstanz überhand. Wir vermissen hier den eleganten, gleichmäßigen Bogen, der vorher das Cerebrum dorsal und seitlich begrenzte. Es besitzt vielmehr dorsolateral einen ganz deutlichen Knick, hervorgerufen durch eine plötzliche Verbreiterung der Rindenschicht. Ich glaubte mich der Mühe entheben zu können, alle Zellen mit histologischen Details zu versehen. Es müßte nur uns schon Bekanntes wiederholt werden, und so wurden lediglich jene Elemente eingehend berücksichtigt, die etwas Besonderes zeigen, oder deren genauere Wiedergabe das Verständnis für die Figur erleichtern.

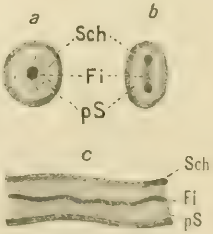
Die Symmetrie der Zahl und Lage der Zellen ist an der Peripherie infolge der nicht ganz queren Schnittrichtung etwas gestört, aber in

Wirklichkeit in tadelloser Weise vorhanden. Ein sechstes und letztes Centrum wird durch die Zellen C_6 repräsentiert. Sie sind ausgezeichnet durch ihr leuchtend helles Plasma, das in hohem Maße dem der Zellen C_3 von Fig. 3,6 (Taf. X) ähnelt, nur daß jetzt das Balkenwerk deutlicher ausgeprägt ist. Den Kernen haftet, wie sich aus einem Vergleich mit den beiden ventral gelegenen ergibt, nichts Charakteristisches an. Vor allen andern fallen am meisten fünf kleine, durch ihren reichen Gehalt an stark färbbarem Chromatin sehr dunkel erscheinende Kerne in die Augen. Sie haben eine beträchtliche Neigung zu eckiger oder unregelmäßiger Ausbildung ihrer äußeren Form und sind Vertreter des Typus d. Vier von ihnen sind zu einem, die Mitte des Gehirns einnehmenden Rechteck angeordnet und stoßen mit ihrer Plasmazone an die Fasersubstanz. Die rechte dorsale Zelle hat eine für diesen Typus außerordentliche Größe, nämlich von annähernd 5 μ, doch kann ich nicht für die Richtigkeit der wiedergegebenen und auf dem Präparat verschwommenen Zellgrenze garantieren. Die beiden unteren Zellen messen, wie gewöhnlich, nur 3 μ.

Aber auch die fünfte dieser dunklen Zellen, bzw. ihr Kern, ist nicht unpaar, sondern wir treffen sein Pendant auf dem folgenden Schnitt (Fig. 3,9), zusammen mit noch zwei andern derartigen Zellen. Es ist der letzte Gehirnschnitt. Er besteht nur aus zelligen Elementen. Die sohlenartige Verbreiterung des vorigen Schnittes (Fig. 3,8) ist auch hier noch angedeutet, doch liegen die betreffenden Zellen (*Gz*) nicht mehr im Verbande des Gehirns selbst, sie sind vielmehr schon zum peripheren Nervensystem zu zählen.

2. **Fasersubstanz.** Auf die alte Leydigsche Bezeichnung »Punktsubstanz« wurde verzichtet, weil sie das Wesen der hier abzuhandelnden Bildung noch weniger treffen würde, als der Ausdruck »Fasersubstanz«. Die einzelnen die Substanz zusammensetzenden Elemente sind vielleicht am besten mit Röhren zu vergleichen, die einen Durchmesser von 1—7 μ besitzen.

Wir wollen uns nun an Hand stark vergrößerter Zeichnungen über den Bau der »Röhren« instruieren und wählen zunächst einen Querschnitt (Textfig. 5 *a*). Dieser kann kreisrund sein. Er wird eingesäumt von einer verschieden dicken, aber nie sehr mächtigen Zone eines sich mit Orange G gelbbraun tingierenden Gewebes (*Sch*). Diese Scheide erscheint



Textfig. 5.
Schema der Fasersubstanzelemente.

meist homogen, kann aber auch ein dichtes, feinfaseriges Gefüge zur Schau tragen. Sie umschließt eine hellgelbe, an und für sich homogene Substanz, die sogenannte perifibrilläre Substanz (*pS*). In dieser perifibrillären Substanz liegt entweder central oder mehr wandständig der unterschiedlich große Querschnitt einer axialen Fibrille (*Fi*), die sich gelbbraun färbt, und zwar energischer als die Scheide. Zwischen letzterer und der Fibrille existieren Verbindungen in Form feiner, gerader oder gebogener Fäden, die natürlich auch quer oder schräg getroffen werden und dann als Punkte bzw. Striche auftreten. Die Fäden sehen fast so aus, als ob sie die Fibrille fixieren wollten. Diese hat meist die Eigentümlichkeit zu wandern, d. h. bei verschiedener Einstellung ihren Platz zu wechseln. Das ist ein untrügliches Merkmal dafür, daß die centralen Fibrillen nicht in einer Geraden verlaufen, sondern in Wellenlinien, was man besonders hübsch längsgeschnittenen Röhren (*c*) entnehmen kann. Der mehr oder weniger gewundene Verlauf läßt mancherlei Erscheinungsformen der Fibrillen auf Querschnitten zu. So können sie als Komma imponieren, als Strich, oder als Hantel (*b*), wenn zwei Biegungsstellen stärker getroffen wurden als die zwischenliegende Partie; wenn diese letztere überhaupt nicht mehr in die Schnittebene fällt, so wird man zwei isolierte, in ihrer Form beim Heben und Senken des Tubus nicht konstante, Punkte erhalten. Solche Doppelpunkte, strich- und hantelförmige Bilder treten meist in ovalen Fasern auf, deren Gestalt wohl auf einen Schrägschnitt der betreffenden Röhren hindeutet. Es gibt aber auch Fasern, die in Wirklichkeit mit zwei axialen Fibrillen ausgestattet sind. Die Fasersubstanz des Gehirns ist an ihrer Ventralseite teils ganz, teils fast ganz von Zellen entblößt und stößt dort unmittelbar an das Gehirnhäutchen.

Nachdem wir uns von der Symmetrie der Rindenschicht überzeugt haben, wird es nicht allzu sehr überraschen, zu hören, daß auch in der Fasersubstanz hinsichtlich der Zahl, Größe, Form und Lage ihrer Elemente eine vollkommene Ebenmäßigkeit waltet. Hieran möchte ich eine kleine Betrachtung knüpfen.

Denkt man sich in zwei aneinander stoßende, spiegelbildlich gleiche Felder, deren Peripherie in einzelne Abschnitte eingeteilt ist, zahlreiche, ungefähr gleich große und sich berührende Kreise so eingezeichnet, daß sie die ganze Fläche bedecken und daß immer zwei in beiden Feldern in Größe und Lage übereinstimmen, so wird man doch von der überwiegenden Mehrzahl der Kreise nicht ohne weiteres angeben können, welche sich in den Hälften entsprechen. Anderseits wird unter einer Anzahl ganz willkürlich hingeworfener Kreise das an Symmetrie gewöhnte Auge nach sich entsprechenden Bildungen suchen und wahrscheinlich auch einige finden. Die Sicherheit der Entscheidung wächst, je mehr man sich der Medianlinie oder der Peripherie nähert, weil hier feststehende Linien gegeben sind, die man als Ausgangspunkt zum Vergleich gebrauchen kann. Bedeutend einfacher gestaltet sich natürlich die Untersuchung bei Vorhandensein einiger Gebilde, die infolge ihrer Form oder Größe eine isolierte Stellung einnehmen. Es wird dann ein leichtes sein, sie auf ihre Symmetrie hin zu prüfen, besonders wenn sie sich in der Gegend der Medianebene oder Peripherie befinden.

Diesem Schema ganz ähnliche Verhältnisse trifft man, wie wir gleich sehen werden, auch bei der Fasersubstanz an, und die kurze Erörterung möchte die Unmöglichkeit vor Augen führen, überall in der Faserschicht eine Symmetrie exakt zu beweisen. Es ist dies hier um so schwieriger, als zwei in Wirklichkeit sich völlig entsprechende Röhren der nicht ganz glücklichen Schnittführung wegen keine vollkommene Übereinstimmung zu zeigen brauchen. Aber da in einer nicht kleinen Anzahl von prägnanten Fällen der Nachweis einer ebenmäßigen Anordnung einwandfrei gelungen ist, so wäre es, ich möchte fast sagen, absurd, an einer durchgreifenden und völligen bilateral-symmetrischen Verteilung der einzelnen, die Fasersubstanz zusammensetzenden Elemente, soweit sie nicht unpaar sind und dann in der Mediane liegen, zu zweifeln.

Die Röhren (Taf. X, Fig. 3,6 *Fs*) sind, wie gesagt, von sehr unterschiedlicher Größe und auch Form, wobei jedoch runde und ovale Querschnitte vorherrschen. Sie liegen dicht nebeneinander und werden durch eine braungelbe Zone, die Scheide, abgegrenzt. Es macht nun nicht den Eindruck, als ob diese Scheide etwa ein Gliagewebe wäre, das sich zwischen allen Fasern hindurchschlängelte und sie umstrickte. Es sieht vielmehr so aus, als ob jede Scheide ein geschlossenes und einheitliches Ganzes bilden würde. Der Unterschied zwischen diesen beiden Möglichkeiten besteht also darin, daß man nach der einen Auffassung in der Fasersubstanz zweierlei Elemente unterscheiden muß, einmal die nur aus Fibrillen und perifibrillärer Substanz bestehenden Röhren, und ferner ein sie umgebendes Gliagewebe. Nach der andern Auffassung ist überhaupt kein gliöses Substrat vorhanden, sondern die Scheide gehört der Faser selbst an und mag vielleicht durch Differenzierung der Perifibrillärsubstanz entstanden sein. Gliazellen waren nicht aufzufinden.

In dieser Figur wurden nur die Röhren mit Inhalt versehen, die sich mit hervorragender Deutlichkeit als symmetrisch ausweisen. Das tun besonders hübsch die Fasern links und rechts von der Mittellinie. Letztere wird markiert durch die dorsalen Kerne Nr. 18 und durch die beiden der Ventralseite des Gehirns von außen ansitzenden Zellen Gz_3. Unterhalb der Kerne 18 liegen zwei 4 μ große, ovale Fasern, die dachartig zusammenstoßen und deren Fibrillen die Gestalt einer Hantel besitzen. Auf sie folgt in der Richtung nach ventral ein etwas kleineres, aber ähnlich orientiertes Paar. Der viereckige Raum, den diese vier Querschnitte begrenzen, wird ausgefüllt von einer ganz kleinen und unpaaren Faser. Desgleichen fassen das zweite und dritte Paar einen unscheinbaren Röhrenquerschnitt zwischen sich. Das vierte Paar bildet eine V-förmige Figur, und zwischen diesem und dem fünften liegt symmetrisch links und rechts je eine ovale Faser. Der ventrale Abschluß der Mittellinie wird durch einen länglichen, unpaaren Querschnitt besorgt. Jederseits von ihm befindet sich eine sehr umfangreiche Röhre, die von ihrer längsgetroffenen Fibrille in ziemlich steiler Richtung durchsetzt wird und 6 μ mißt. An der Innenseite der Kerne Nr. 10 liegen noch zwei gleichgeformte Fasern.

Auch die Symmetrie der lateralen und dorsalen Peripherie der Fasersubstanz kann durch einige instruktive Beispiele belegt werden. So steht beiderseits mit den Zellen Nr. 11 und 15 ein doppelspitziger Querschnitt in Berührung, der mit einer ungefähr birnförmig umrissenen Faser (zwischen den Zellen C_4 und 16) verbunden ist. Zwischen den Zellen C_4 und 17 befindet sich ein ovaler Querschnitt mit einer ziemlich dicken kommaartigen Fibrille.

Diese Stichproben hätten noch bedeutend vermehrt werden können. Wir wollen jedoch lieber hier abbrechen und mit einigen Worten den nächsten Schnitt berücksichtigen (Taf. X, Fig. 3,7). Die Fasersubstanz erreicht hier eine große Ausdehnung, und es wird wohl jeder bei Betrachtung des Bildes die Unmöglichkeit einsehen, überall eine Symmetrie beweisen zu wollen. Ich kann nicht einmal angeben, ob die Zahl der eingezeichneten Querschnitte ganz identisch ist mit der in dem Präparat. Der Mangel an großen Röhren, die das Auge wieder ausruhen lassen, macht sich sehr störend bemerkbar, doch läßt sich ein Vergleich der linken und rechten Hälfte an der Ventralseite und in der Gegend der Medianlinie immerhin noch ganz gut durchführen, ein Vergleich, der positiv ausfällt. Ich will mich mit der Angabe begnügen, daß in der Mittellinie, die durch die Zellen 23 und 15 gekennzeichnet wird, fünf unpaare und fünf paarige Querschnitte übereinander liegen, und daß zwischen den Zellen 14 und 15 jederseits vier Röhren sich befinden.

Die Fasersubstanz von Fig. 3,8 läßt in ihrer mittleren Partie auf den ersten Blick verschiedene Übereinstimmungen erkennen. Die zwei größten Fasern (zwischen den beiden unteren dunklen Zellen vom Typus d) schließen eng aneinander und bilden zusammen einen Kreis mit einem Durchmesser von 4 μ. Jede Fibrille hat die Gestalt einer Hantel. Daß die lateralen Elemente sich nicht entsprechen, darf uns bei der Asymmetrie des ganzen Schnittes nicht weiter wundernehmen. Der Vollständigkeit halber soll auch noch auf den vordersten Schnitt, der Fasersubstanz erkennen läßt (Taf. IX, Fig. 3,5 *Fs*), hingewiesen sein.

Wir haben bis jetzt noch keine Gelegenheit gehabt, eine Röhre über eine größere Strecke zu verfolgen. Das gestattet uns nun Fig. 8,4 (Taf. XI). Die Rindenschicht des Gehirns (*Ce*) wurde auf diesem Frontalschnitt dunkel gehalten, die Fasersubstanz (*Fs*) hell. Ganz vorn in dieser, direkt an die Rindenschicht anschließend, liegt eine Röhre, die eine Verbindung zwischen der rechten und linken Ganglionhälfte herstellt. Der mittlere Teil dieser Commissur verläuft ganz horizontal, dann fällt sie beiderseits etwas nach hinten ab, legt sich an die Zellen Nr. 1 an und endigt mit einer Spitze an den Zellen Nr. 2, ohne aber etwa aus diesen zu entspringen. Die Faser, die in natura noch länger zu sein scheint, ist in ihrer mittleren Partie 2, in ihren seitlichen Abschnitten 3 μ dick. Ihre laterale Ausdehnung beträgt, die Wölbung nicht mitgerechnet, 33 μ. Mit aller wünschenswerten Klarheit kann man eine wellige axiale Fibrille, die sie umhüllende perifibrilläre Substanz mit den Fäserchen und die Scheide erkennen.

Noch etwas Interessantes bietet diese Figur, nämlich zwei umfangreiche Röhrenquerschnitte an der hinteren Grenze der Fasersubstanz. In ihrer Lage sind sie ganz symmetrisch, wenn auch ihre äußere Form nicht besonders gut übereinstimmt. Die Fasern stellen die größten mir zu Gesicht gekommenen dar (sie haben einen Durchmesser von 7 μ) und bergen nicht eine, sondern zwei ziemlich starke Fibrillen, die bei keiner Einstellung ihre Punktform verlieren. Die Scheide ist relativ sehr dünn.

Ein schwieriger Punkt ist die Frage nach dem Zusammenhang der Elemente der Fasersubstanz mit den Ganglienzellen. Daß ein solcher Zusammenhang vorhanden sein muß, liegt klar auf der Hand, wie er aber hier im Rädertiergehirn hergestellt wird, ließ sich nicht erweisen.

Auffallend ist der starke histologische Gegensatz zwischen den echten Ganglienzellfortsätzen (z. B. Fig. 8,2*A*, Taf. XI), sowohl den centrifugalen wie auch denen, die die Richtung nach der Fasersubstanz einschlagen, und den zum Teil kolossalen Fasersubstanzröhren. Während jene nackt sind und höchstens eine feine parallele Streifung erkennen lassen, besitzen diese eine, selten zwei verhältnismäßig dünne axiale Fibrillen, umgeben von einer relativ sehr dicken Hülle, die aus der perifibrillären Substanz und einer oberflächlichen Scheide besteht.

Zwischen Fasersubstanz und Rindenschicht ließ sich niemals eine Kontinuität, die aber, wie gesagt, ein theoretisches Erfordernis ist, beobachten. Wo ein centripetaler Nerv aufhörte, fing unvermittelt die Faserschicht an. Wenn auch zugegeben werden muß, daß im allgemeinen Macerations-, Methylenblau- und Golgi-Präparate zur Konstatierung derartiger Verbindungen geeigneter sind als die von mir geübten Methoden, so ist es mir doch zunächst unverständlich, daß ich bei meinen mehrjährigen Untersuchungen und den zahllosen Schnitten, die mit der peinlichsten Sorgfalt auf diesen Punkt geprüft wurden, nicht hin und wieder einmal einem Bilde begegnet bin, das einen solchen Zusammenhang gezeigt hätte.

Ich halte es nicht für überflüssig, noch besonders zu betonen, daß es sich bei der vorangehenden Schilderung der Fasersubstanz keinesfalls um Kunstprodukte handeln kann. Die erhaltenen Bilder beruhen nicht auf der Anwendung einer einzigen Methode, sondern sie wurden bei der verschiedensten Behandlungsweise erzielt, und der Effekt schwankte nur hinsichtlich der größeren oder geringeren Klarheit der betreffenden Strukturen.

Daß die räumliche Ausdehnung der einzelnen Röhren nicht durch zufällige Momente beeinflußt worden ist, geht ja ohne weiteres aus ihren links und rechts symmetrischen Größenverhältnissen hervor. Wenn man hinter ihrer beschriebenen Struktur Artefakte wittern will, so können wohl nur Schrumpfungen in Betracht kommen, derart, daß eine ursprünglich ziemlich homogene Faser bis auf eine Randzone, die Scheide, zu einem gewundenen Balken, unsrer axialen Fibrille, zusammengeschnurrt ist, die mit der ersteren nur noch durch feine Fäden in Verbindung steht. Dieser Auslegung widerspricht die meist ungefähr gleiche Dicke der Scheide und ihre stets scharfe Begrenzung nach innen hin, ferner das Verhalten der Fibrille selbst. Man kann nicht annehmen, daß sie, wäre sie ein Schrumpfungsprodukt, als ein auf beiden Seiten symmetrischer Querschnitt (z. B. Komma) oder gar links und rechts in je doppelter Zahl (Fig. 8,4 *Fs*) auftreten würde. Denkt man sich die

Fasern im Leben zwar homogen, aber von einer Scheide oder einem Gliamantel umgeben, so braucht natürlich ihre bzw. seine Anwesenheit auf Schnitten auch nicht verteidigt zu werden.

Abgesehen von einer Bemerkung ZELINKAS (46, S. 379), der bei *Discopus* von einem »Fasergewirr« spricht, sind mir keine Angaben über die Beschaffenheit der Fasersubstanz bei Rotatorien bekannt. Es würde den Rahmen dieser Arbeit bei weitem übersteigen, wollte ich auf die ungeheuer umfangreiche Literatur über den Bau des Nervensystems der Wirbellosen eingehen. Ich beschränke mich auf die Feststellung, daß meine Befunde in rein anatomischer Beziehung sehr hübsch mit Verhältnissen übereinstimmen, wie sie APÁTHY (1) z. B. in motorischen Nerven von Hirudineen und Lumbriciden angetroffen hat. Er fand in ihnen eine oder auch mehrere gewundene Fibrillen, sogenannte »leitende Primitivfibrillen«, die von einem »perifibrillären Mantel« (S. 519) umgeben sind. Von diesem verschieden ist eine »Scheide« (S. 529), die den Nerv nach außen abschließt. Diese Scheide begleitet aber den Nerv nicht in die centrale Fasermasse hinein, sondern hört entweder vor dem Ganglion auf, oder vermischt sich mit einem die Fasermasse begrenzenden Geflecht von Gliafasern, das seinerseits zahlreiche Äste in das Innere des Ganglions entsendet (S. 533). Der Inhalt der bedeutenden APÁTHYschen Arbeit darf wohl als bekannt vorausgesetzt werden, aber um keine falschen Vorstellungen zu erwecken, will ich noch ausdrücklich bemerken, daß nach APÁTHY die Primitivfibrillen auch die Zellen durchsetzen, bzw. sich in ihnen zu einem Geflecht oder dgl. verweben (S. 506).

B. Peripheres Nervensystem.

Mit dem peripheren Nervensystem als zusammenhängendem Ganzen habe ich mich nur so weit beschäftigt, als es auf Schnitten studiert werden konnte. Ich werde also auf den Bau der peripheren Ganglienzellen zu sprechen kommen, ihre Verteilung in der vorderen Körperregion und die Arten ihrer Verbindung mit dem Centralorgan feststellen. Doch sollen jene Ganglienzellen, die im oder dorsal vom Mastax liegen, aus praktischen Gründen im Zusammenhang mit ihm bzw. dem Oesophagus ihre Erledigung finden. Ferner werden in diesem Kapitel die vom Gehirn abgehenden Nerven, soweit ich sie ermitteln konnte, berücksichtigt.

Die Schwierigkeit, **Ganglienzellen**, die in keinem unmittelbaren Zusammenhang mit dem Cerebrum stehen, als solche zu erkennen, ist zur Genüge bekannt und nicht ganz aus der Welt zu schaffen. Als

Operationsbasis haben zweifellose periphere Nervenzellen (ich gebrauche diese Bezeichnung abwechselnd mit »Ganglienzellen«) zu dienen, also solche Zellen, die eng mit dem Gehirn verbunden sind. Wenn man nun ihren Charakter und ihren Variationskreis genau kennen gelernt hat, so ist man wohl berechtigt, alle gleichgebauten peripheren Zellen auf Grund dieser histologischen Übereinstimmung als nervös in Anspruch zu nehmen. Längere Beschäftigung mit dem Gegenstande schärft den Blick für die Zellcharaktere so außerordentlich, daß man in der Auseinanderhaltung von nervösen und nichtnervösen Elementen nur sehr selten fehl greift.

Die mit dem Gehirn liierten Zellen stimmen in ihrem Bau vollkommen mit den Typen b, c und d der Gehirnzellen überein, wobei ich von den ganz wenigen Fällen absehe, in denen Zellen offenbar schlecht getroffen wurden oder in einem ungünstigen Erhaltungszustand sich befinden. Zellen vom Typus a sind ganz ausgeschaltet. Die peripheren Zellen vom Typus b (Taf. XII, Fig. 22) sind vielleicht durchschnittlich etwas größer als die gleichartigen im Ganglion. Desgleichen mag ihr Balkenwerk im allgemeinen stärker entwickelt sein, was sich aber ganz zwanglos durch ihre ungeschütztere Lage, die eine erhöhte Widerstandsfähigkeit gegen Druck erheischt, erklären läßt. Chromidien in wechselnder Zahl sind natürlich auch vorhanden und haben wieder eine Vorliebe für wandständige Anordnung.

Fig. 22 gewährt einen Überblick über die Form der mit dem Gehirn verbundenen Zellen, über die beiden Arten dieser Verbindung und die Schaltung der Zellen untereinander. Dabei bedeutet immer die glatte Kontur die Gehirngrenze. Den einfachsten Fall veranschaulicht Fig. 22*a*, wo eine Ganglienzelle mit breiter Basis dem Centralorgan anliegt. Es handelt sich aber nicht, wie bei den Kopfzellen, um eine bloße Berührung, sondern um eine wirkliche organische Verbindung. Daß diese Zelle keinen Fortsatz oder Zusammenhang mit einer andern Zelle haben sollte, ist nicht anzunehmen, denn sonst hätte sie gar keinen Zweck. Vielleicht verhält sie sich in natura ebenso wie die unipolare Zelle Fig. 22*b*, die einerseits mit dem Gehirn in Verbindung steht, anderseits sich in einen Nervenfaden auszieht. Gewissermaßen eine Kombination der beiden genannten stellt Fall *c* dar. Eine lang gestreckte, niedere Zelle ist in ihrer ganzen Ausdehnung dem Ganglion angeschmiegt, und mit ihr tritt eine birnförmige Zelle durch einen Ausläufer in Kommunikation. Fig. 22*d* veranschaulicht eine etwas andre Art der Zellverbindung. Die Körper zweier Zellen, von denen die eine dem Cerebrum dicht anliegt, die andre sich in einen centrifugalen

Nerven verlängert, sind unmittelbar übereinander geschaltet. Eine Variation dieses Verhaltens erkennt man im Fall *e*, wo zwei sich berührende Zellen dem Gehirn eng anliegen. Auf diese beiden ist nun eine dritte aufgesetzt, und lediglich sie entsendet einen Fortsatz.

Dem Ganglion unmittelbar anliegenden Zellen begegnet man bedeutend häufiger als jenen, die durch einen direkten Nerven mit dem Cerebrum in Zusammenhang stehen (Fig. 22*f*).

Ohne mich in den Streit, ob Kontakt oder Kontinuität waltet, weiter einzulassen, will ich nur hervorheben, daß bei den Rädertieren beiderlei Modi vertreten zu sein scheinen. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß auch da, wo Kontaktleitung vorzuliegen scheint, die Reize nicht durch Berührung, sondern durch feine, bei meinen Methoden nicht differenzierte, Fäserchen von Zelle zu Zelle übertragen werden.

Wir haben bis jetzt nur von in nächster Umgebung des Gehirns befindlichen Zellen, den »periencephalischen Ganglienzellen« ZELINKAS (46, S. 382) gesprochen. Ihnen entsprechen vollkommen die Ganglienzellen des Rumpfes, soweit sie dem Typus b angehören. Die unipolare, birnförmige Zelle (Fig. 23*b*) stammt aus jener Gegend und zieht sich in einen langen Fortsatz aus. Ihre Gesamtlänge beträgt etwa 65 μ. Neben unipolaren peripheren Ganglienzellen kommen, ebenso wie im Gehirn, auch bipolare vor. Die der hinteren Körperregion entnommene Zelle (Fig. 23*a*) zeigt zwar nur einen größeren Nerven, doch weist ihre spindelige Gestalt deutlich auf Bipolarität hin. Schnitte treffen natürlich die Zellen nicht immer in ihrer Längsausdehnung, und so stößt man sowohl im Rumpf (Fig. 23*d*), wie im Kopf auf Ganglienzellen von mehr oder weniger rundlichem Umriß.

Bevor nun auf die Verteilung der Nervenzellen in der vorderen Region eingegangen wird, müssen wir uns davon überzeugen, daß auch ein Teil jener peripheren Ganglienzellen, die dem Typus c und d der Gehirnzellen entsprechen, in einem nachweisbaren Zusammenhang mit dem Cerebrum stehen. Allerdings konnte ein solcher Zusammenhang bei isoliert liegenden Zellen nicht nachgewiesen werden, was aber bei Berücksichtigung ihrer durchschnittlich geringen Größe, der meist nicht deutlich hervortretenden Plasmagrenze und ihres stets größeren Abstandes vom Gehirn nicht sehr überraschen darf. Im Räderorgan haben sich eine Anzahl derartiger Zellen zu einem Kopfganglion (Taf. IX, Fig. 3,4 *kg*) vereinigt, das durch eine breite kernhaltige Brücke mit dem Gehirn (*Ce*) verbunden ist. Die Kerne — Plasmagrenzen sind nicht nachweisbar — dieses Kopfganglions liegen in einer faserigen

Masse eingebettet und gleichen teils dem Typus c, teils dem Typus d, während wieder andre eine vermittelnde Stellung zwischen beiden einnehmen. Ich bedaure lebhaft, keine hinsichtlich der Histologie und Schnittführung gleich tadellose Serie zur Verfügung zu haben. Sie würde zeigen, daß auch die Kerne des Kopfganglions, ebenso wie alle Zellen des peripheren Nervensystems, in vollkommenster Weise auf beiden Seiten symmetrisch verteilt und geformt sind. Des kürzeren Ausdrucks wegen sollen von jetzt ab die Zellen bzw. Kerne des Typus c und d als »dunkle Ganglienzellen« bzw. »-kerne« zusammengefaßt werden. Der Leser wird ja nun selbst entscheiden können, wohin sie gehören. Die Zellen vom Typus b werden in Zukunft manchmal »helle Ganglienzellen« genannt.

Auch rechts und links vom Kopfganglion (Fig. 3,4 *kg*) liegen noch einige dunkle Ganglienkerne, ein weiterer befindet sich etwas mehr dorsal (*Gz*) und wird von einem bipolaren, 9 μ großen Plasmamantel umgeben. Als zweifellose, helle Ganglienzellen sind die beiden mit Gz_1 und Gz_2 bezeichneten anzuführen, von denen die letztere einen deutlichen Fortsatz zur Räderorganmatrix (*M*) entsendet. Ob auch die dorsolateralwärts sich wendende Faser wirklich aus dieser Zelle entspringt, ist ungewiß. Desgleichen muß dahin gestellt bleiben, ob die fünf dunklen Nervenzellen (Fig. 3,3 *Gz*) noch zum Kopfganglion gehören. Fünf weitere derartige, in typischer Ausbildung so überaus charakteristischen Kerne sind über den Schnitt verteilt. Fig. 3,2 besitzt drei davon, von denen einer eine plasmatische Umrahmung erkennen läßt. Eine Ganglienzelle (*Gz*) vom Typus a ist unpaar und befindet sich ventralwärts in der Mittellinie.

Schon in einem andern Kapitel wurde der zweifelhaften Stellung einer Zelle (Fig. 3,2 *Z*) Erwähnung getan und hinzugefügt, daß sie wahrscheinlich nervöser Natur ist. Es handelt sich um eine große, ungefähr rechteckige Zelle, die auch von dem vorhergehenden Schnitt (Fig. 3,1 *Z*) und vielleicht noch vom folgenden (Fig. 3,3 *Z*) getroffen wird. Sie ist besonders durch ihre Vielkernigkeit ausgezeichnet, und zwar birgt sie im ganzen sechs, teilweise sich deckende, Kerne, die in einem linken und rechten Haufen zu je drei Stück angeordnet sind. Einer der linken Kerne liegt auf Fig. 3,1 (*Z*). Ihr Plasma ist nicht hell und wird reichlich von Balkenwerk und Chromidien durchsetzt. Dieser Befund ist nicht etwa ein zufälliger. Fig. 23*c* (Taf. XII) repräsentiert die entsprechende Zelle einer andern Serie. Sie enthält wiederum sechs Kerne, nur daß diesmal einer der rechten Kerne auf einen andern Schnitt fällt. An die Zelle legen sich zwei, vorher nicht wahrnehmbare Stränge an, die je zwei kleine Nuclei enthalten. Ist sie wirklich nervös, so stellt sie die einzige mir begegnete vielkernige Ganglienzelle (über die beiden zweikernigen Zellen Z_1 von Taf. IX, Fig. 3,3 und Taf. XI, Fig. 8,2, die eine Sinnesfunktion übernommen haben, wird später noch zu sprechen sein) dar. Möglicherweise ist sie nicht als einzelne Zelle, sondern als ein syncytiales Ganglion aufzufassen. Dafür spräche die Symmetrie in der Kernverteilung.

Auf Fig. 3,5 (Taf. IX) zählt man elf dunkle Ganglienkerne, von denen nur zwei mit einem Protoplasmaleib umkleidet sind, und zwei helle, schmale bipolare Ganglienzellen (*Gz*), die erst auf dem folgenden Schnitt (Taf. X, Fig. 3,6 *Gz*) voll getroffen sind. Da nur die rechte Seite der Figur ganz gezeichnet wurde, so ist nur dort die Zelle eingetragen. Sie verlängert sich in einen größeren centralen Fortsatz und mißt 23 μ. An der Peripherie des Mastax (*ma*) sind hier vier von den dunkeln Kernen vorhanden. Zwei kleine, ungünstig getroffene, helle Ganglienzellen (Gz_3) sitzen der ventralen Außenseite des Gehirns direkt auf. Das Pendant der rechten lateralen Zelle Gz_1 vom Typus b zeigt Fig. 3,6 *C* (Gz_1), dessen Kern schon auf Fig. 3,5 (Gz_1) sichtbar wird. Beide Zellen sind auch noch auf dem folgenden Schnitt (Taf. X, Fig. 3,7 Gz_1) vorhanden, doch ist wieder nur eine berücksichtigt. Auf demselben Bild befindet sich symmetrisch eine periphere helle Ganglienzelle (Nr. 13), die zwischen das Gehirn und die Nerven *n* eingekeilt ist. Es folgen auf sie nach ventral links drei derartige Zellen, worunter eine unipolare, und rechts zwei. Daß die auf beiden Seiten gleichmäßig ausgebildete und sich in einen feinen medianen Faden ausziehende Zelle *Gz* (rechts) mit der nicht unähnlichen von Fig. 3,6 (*Gz*) identisch ist, glaube ich nicht. Von dunklen Ganglienkernen sind nur zwei vorhanden, auf dem folgenden Schnitt (Taf. X, Fig. 3,8) an der Peripherie des Mastax (*ma*) deren vier. Sie werden ergänzt durch jederseits zwei helle Nervenzellen (*Gz*). Mit der Ventralseite des Gehirns von Fig. 3,9 eng verbunden, befindet sich links und rechts ein Komplex von vier, nicht immer gut getroffenen, peripheren hellen Ganglienzellen (*Gz*). Man geht wohl nicht fehl, wenn man sie für die gleichen Zellen hält, die auf Fig. 3,8 die Basis des Gehirns ziemlich unvermittelt verbreitern, dort aber ganz in seinem Verbande liegen. Vielleicht gehören selbst die nervösen Elemente *Gz* von Fig. 3,10 und 3,11 noch zu diesem Komplex. Außerdem vertreten auf Fig. 3,10 denselben Typus ein paar Ganglienzellen (Gz_1 und Gz_2), von denen die eine (Gz_1) der rechten Seite erst auf den nächsten Schnitt (Fig. 3,11) fällt, während die andre (Gz_2) auf beiden Schnitten vorhanden ist.

Die auf den übrigen Schnitten spärlich vorhandenen Ganglienzellen sollen nicht mehr einzeln genannt werden. Ihr Charakter ergibt sich aus den Bezeichnungen.

Zusammenfassend will ich bemerken, daß im großen und ganzen die peripheren Ganglienzellen vom Typus c und d, besonders die letzteren, in der vorderen Körperregion diejenigen vom Typus b an Zahl überwiegen, während in der Rumpfregion das umgekehrte Verhältnis herrscht. Aber auch hier kommen dunkle Ganglienzellen vor.

Die vom Gehirn abgehenden **Nerven** muß man in zwei Gruppen sondern, nämlich in solche, die aus Zellen entspringen, und solche, die aus der Fasersubstanz hervorgehen. Da das Gehirn nicht frei in der Leibeshöhle schweben kann, sondern irgendwo aufgehängt sein muß, ist es nicht immer mit Sicherheit zu entscheiden, ob eine Faser nervöser Natur ist oder vielleicht nur fixatorische Bedeutung hat.

Zu der ersten Gruppe gehört ein dünner Faden (Taf. X, Fig. 3,6 *n*), der jederseits von den Zellen Nr. 6 abgeht, lateral- und dorsalwärts zieht und sich bis an eine der Drüsenzellen *Dz* verfolgen läßt, ohne aber mit ihr in näherer Verbindung zu stehen. Die linke Nervenfaser, die in einem etwas andern Winkel entspringt, ist abgeschnitten gedacht und ihre Fortsetzung auf Fig. 3,6 *C* (*n*) gezeichnet. Beide Fasern sind völlig homogen und in ihrem ganzen Verlaufe gleichmäßig stark, abgesehen von einer stäbchenförmig verdickten Basis.

Nicht uninteressant sind fünf feinste Nerven (n_1—n_5), wovon drei von der Dorsal- und zwei von der Ventralseite des Gehirns abgehen. Den dem linken Nerven n_2 entsprechenden der rechten Seite konnte ich nicht auffinden. Er ist aber zweifellos vorhanden. Diese Nerven sind deshalb beachtenswert, weil sie zweiwurzelig sind, und zwar entspringt jede Wurzel einer Zelle. Die beiden Wurzeln von n_5 und eine von n_4 sind recht gut durch die Grundsubstanz des Gehirns zu verfolgen. Die Wurzeln vereinigen sich kurz außerhalb des Ganglions unter Bildung eines kleinen Punktes, der sich in einen Faden (n_1 und n_2) fortsetzt.

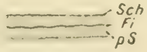
Zwei weitere dünne Nervenstränge (Taf. XI, Fig. 8,2 *n*) ziehen von dem Vorderende des Gehirns, und zwar von den Zellen Nr. 1, in einem Bogen zur Räderorganmatrix (*M*) und schließen in ihr mit je einer hellen dreieckigen Platte, die wohl eine besondere Nervenendigung vorstellt, ab.

Die sich in Fortsätze verlängernden Zellen an den Hinterecken des Gehirns (Taf. XI, Fig. 9) und an seinen Vorderecken (Fig. 8,2 bzw. 8,2 *A*) wurden ja schon besprochen, so daß sie in diesem Zusammenhang nur nochmals erwähnt zu werden brauchen.

Aus den vorderen Ecken des Gehirns entspringt noch ein Nervenpaar (Taf. XI, Fig. 8,4 *n*), das ein Sinnesorgan (*d St*) innerviert. Nur der rechte Nerv läßt eine unmittelbare Verbindung mit dem Gehirn erkennen.

Der einzige unpaare Nerv (Taf. XII, Fig. 10 und 13 *n*) entsteht dadurch, daß sich eine im Vorderende des Ganglions median gelegene Zelle in einen Fortsatz, der den Räderapparat versorgt, auszieht. Und wenn wir noch die beiden, später näher zu berücksichtigenden, Nerven (Fig. 13 *tn*) nennen, die den Rückentaster versorgen und von dem hinteren dorsalen Gehirnende entlassen werden, so ist die Aufzählung der Nerven der ersten Gruppe erschöpft.

Zur zweiten Gruppe gehört nur ein einziges Nervenpaar (Taf. X, Fig. 3,7 *n*), das der Unterseite des Gehirns entspringt und ventrolateralwärts zieht. Zweifellos kommt ihm eine hervorragende Bedeutung zu, weil es die einzigen Nerven sind, die nicht direkt von den Rindenzellen abgehen, sondern erst auf dem Umweg über die Fasersubstanz die freie Leibeshöhle gewinnen. Dieser verschiedene Ursprung bedingt eine völlige Abweichung der Struktur, die allerdings nur aus dem rechten Nerv deutlich ersehen werden kann. Die nebenstehende Textfig. 6 veranschaulicht ein Stück von ihm bei starker Vergrößerung und zeigt ohne weiteres seine völlige Übereinstimmung mit den Elementen der Fasersubstanz. Während die erstbeschriebenen Zellfortsätze entweder ganz homogen oder feinst parallelfaserig gebaut sind, verläuft also im Innern dieses Nerven eine geschlängelte Fibrille (*Fi*), die von einem hellen perifibrillären Mantel (*pS*) umgeben ist. Dieser wird von dünnen Fäden durchzogen und nach außen von einer Scheide (*Sch*) abgegrenzt. Die Fortsetzung beider Nerven ist auf Fig. 3,8 (*n*) noch zu erkennen. Ich möchte glauben, daß sie sich in ihrem weiteren Verlaufe gabeln und einem Nervus ventralis und lateralis den Ursprung geben, wie es von Zelinka bei *Callidina symbiotica* (45, S. 472), *Discopus* (46, S. 385) und *Callidina russeola* (47, S. 13), und von Hlava (23, S. 300) bei *Conochiloides* nachgewiesen wurde.



Textfig. 6.
Ein aus dem Gehirn austretender Nerv. Stark vergr.

Kurze Zusammenfassung des Wesentlichsten.

Das Nervensystem gliedert sich in ein centrales und ein peripheres.

Das **Centralnervensystem** oder Gehirn liegt dorsal über dem Mastax, nahe dem Vorderende des Tieres und wird allseitig von einer feinen

Membran umschlossen. Es besteht aus einer äußeren Rindenschicht und einer inneren Fasersubstanz.

Die Rindenschicht setzt sich aus viererlei Zellen zusammen, die sich durch ihre Größe, Farbe und Struktur voneinander unterscheiden, allerdings nicht immer ganz scharf.

Auch innerhalb der einzelnen Zelltypen ist die Differenzierung weit vorgeschritten. Sie erlaubt von »Centren« zu sprechen, d. s. innerhalb eines Typus durch ihre Beschaffenheit besonders auffallende Zellen.

Im Plasma aller Zellen befindet sich in mehr oder minder starker Ausbildung ein stützendes Balkenwerk und ein Chromidialapparat.

Die Chromidien haben große Neigung zu wandständiger Anordnung und können entweder einzeln aus dem Kern austreten oder es erfolgt die Abschnürung eines größeren Kernstückes.

Die Zellen sind teils unipolar, teils bipolar. Im letzteren Falle geht der eine Fortsatz nach der Peripherie, der andre centralwärts.

Die Zahl, Lage, Größe und Form der Zellen und ihrer Fortsätze ist auf beiden Ganglionhälften streng symmetrisch. Auch Tinktionsvermögen und Struktur entsprechender Zellen stimmen in allen wesentlichen Punkten, oft auch in kleinen Einzelheiten, überein.

Zwischenräume zwischen einzelnen Zellen werden durch eine helle homogene Grundsubstanz ausgefüllt.

Die Fasersubstanz ist zu großer Ausdehnung gelangt und besteht aus zahlreichen, dicht gedrängten und vollkommen bilateral-symmetrisch verteilten Röhren von unterschiedlicher Dicke.

Jede Röhre setzt sich aus einer, selten zwei, in Serpentinen verlaufenden Fibrille, der sie mit einem hellen Hof umgebenden Perifibrillärsubstanz und einer den Abschluß nach außen bildenden Scheide zusammen. Zwischen dieser und der Fibrille verlaufen feine Fäden in meist radialer Richtung.

Eine Röhre verbindet die rechte und linke Gehirnhälfte commissurartig.

Eine theoretisch zu postulierende Verbindung zwischen Rindenschicht und Fasersubstanz war in keinem Falle nachzuweisen.

Im **peripheren Nervensystem** sind drei Arten von Ganglienzellen vorhanden, die denen im Gehirn ganz oder fast vollkommen gleichen. Sie sind teils uni-, teils bipolar und auf beiden Seiten symmetrisch verteilt und ausgebildet.

Die Verbindung peripherer Zellen mit dem Gehirn und untereinander läßt darauf schließen, daß neben Kontinuität hauptsächlich Kontakt waltet.

Im Kopfabschnitt haben sich eine Anzahl von Zellen zu einem Kopfganglion zusammengeschlossen.

Die vom Cerebrum ausstrahlenden Nerven gehören zwei Gruppen an.

Die erste Gruppe wird direkt von den Gehirnzellen entlassen und ist entweder homogen oder mit ganz feinen parallelen Streifen versehen. Besonders bemerkenswert sind einige zweiwurzelige Nerven.

Die zweite Gruppe, vertreten durch nur ein Nervenpaar, entspringt aus der Fasersubstanz und stimmt in ihrem Bau gänzlich mit dieser überein.

V. Konstanz der Gehirnzellen.

Meine Untersuchungen über das Nervensystem waren fast abgeschlossen, als mich Herr Privatdozent Dr. E. Martini (31), der sich bekanntlich selbst in verschiedenen Arbeiten mit der Konstanz von Zellen bei Nematoden beschäftigt hat, liebenswürdigerweise auf den bereits zitierten und inzwischen in ausführlicher Form (19) erschienenen Vortrag von Goldschmidt (18) hinwies.

Goldschmidt (18) fand, außer der schon erledigten zellenweisen Symmetrie, das Nervencentrum von *Ascaris* immer aus 162 Ganglienzellen zusammengesetzt. »Von diesen gehen stets nur bestimmte Fortsätze, die in typischer Weise verlaufen und typisch bestimmte Verbindungen eingehen . . . Die Konstanz erstreckt sich weiterhin auf die relative Größe wie die Form der Zellen, ja bis auf Einzelheiten wie die Winkel, in denen die Fortsätze mancher Zellen vom Zellleib abgehen, oder die Lage des Kernes im Plasma.« Was diesen letzten Punkt betrifft, so konnte ich mich nicht ganz davon überzeugen, aber hiervon abgesehen, bewies mir ein diesbezügliches Studium meiner Präparate zur Evidenz, daß eine Konstanz der Gehirnzellen auch bei Rotatorien zweifellos vorhanden ist, und nicht nur im Gehirn allein, sondern in fast allen Teilen des Rädertierorganismus.

Schon lange vor Goldschmidt hat Apáthy (1, S. 595ff.) auf eine Konstanz des größten Teiles der Ganglienzellen und ihrer Fortsätze im Bauchstrang von *Hirudo* aufmerksam gemacht, und bereits im Jahre 1899 spricht Gast (16, S. 189) in seiner *Apsilus*-Arbeit von der Zellkonstanz der äußeren dorsalen Gehirnschicht.

Was bei Rotatorien den Nachweis einer weitgehenden Konstanz der Gehirnzellen besonders schwierig gestaltet, ist die Unmöglichkeit, von Totalpräparaten ausgiebigen Gebrauch machen zu können. Im günstigsten Falle bieten sie die Dorsalfläche und Seitenansicht des Ganglions dem Auge dar. Bei *Eosphora* aber, und sicherlich noch so und soviel andern Arten, ist es kaum möglich, seine Konturen einigermaßen genau feststellen, geschweige denn die einzelnen Elemente mit der unerläßlichen Klarheit überblicken zu können. Man ist also gänzlich auf Schnitte angewiesen, und wieviele Schwierigkeiten und Zufälle es bei so kleinen Objekten zu überwinden gibt, um zwei einander vollständig entsprechende Serien zu erhalten, das brauche ich wohl nicht erst zu explizieren. Dieses Ziel zu erreichen, war mir leider nicht vergönnt, und doch hoffe ich, durch Vergleichen von je zwei aufeinander folgenden Schnitten zweier Serien auch den Leser wenigstens von der numerischen Konstanz der Gehirnzellen überzeugen zu können. Dafür, daß auch eine Konstanz der Form und relativen Größe existiert, liefern ja schon die wiedergegebenen Abbildungen mannigfache Anhaltspunkte, doch möchte ich nicht unterlassen, ganz besonders zu erwähnen, daß man durch das Studium zahlreicher Serien in die Lage versetzt wird, sich von der Konstanz der Gestalt und relativen Größe aller Gehirnzellen und auch der Fasersubstanz zu versichern. Ein Vergleich der letzteren ist, ebenso wie die Prüfung ihrer Symmetrie, natürlich auf die größeren Röhren beschränkt. Ich zweifle aber nicht an der Konstanz auch der kleinen Elemente.

Da die beiden Objekte, nach denen die Vergleichszeichnungen angefertigt sind, in verschiedener Weise konserviert und gefärbt wurden, ferner in einem ganz ungleichmäßigen Erhaltungszustand sich befinden, muß ich es mir leider versagen, auf einen Vergleich ihrer Histologie einzugehen, doch ist tatsächlich eine histologische Konstanz bis zu einem gewissen Grade vorhanden und vielleicht besonders hübsch in den Centren wahrzunehmen. Nicht daß sich diese Konstanz auf alle Einzelheiten erstreckte, sondern meist ist nur der allgemeine Habitus der Zellen, ihre Färbbarkeit und die ungefähre Chromatinmenge im Kern dieselbe.

Um die Zellkonstanz zu argumentieren, wurden zwei fortlaufende Schnitte (Taf. X, Fig. 4,1 und 4,2) ausfindig gemacht, die mit den schon dargestellten (Fig. 3,6 und 3,7) der Leitserie in wesentlicher Übereinstimmung stehen, über deren Grad jetzt abgehandelt werden soll.

Gemäß der geringeren allgemeinen Körpergröße dieses Tieres, ist auch sein Gehirn (Fig. 4,1) schmäler und niedriger als das von

Fig. 3,6, welch beide zuerst miteinander verglichen werden mögen. Allerdings kann, worauf ich ja schon früher hingewiesen habe, die Form und der normale dorsoventrale Durchmesser eines Ganglions durch äußere Umstände in mehr oder weniger beträchtlicher Weise verändert werden, und zwar durch einen Druck, der dorsal von den zwischen Cuticula und Cerebrum eingekeilten Drüsenzellen (*Dz*) ausgeht und ventral von den Seitenstücken des Mastax vermittelt wird.

Diese Kräfte haben auf das Gehirn von Fig. 4,1 eingewirkt und, da nur der linke Teil des Kaumagens dem Ganglion eng anliegt, eine stärkere Kompression dieser ganzen Gehirnhälfte hervorgerufen. Als Unterschied in der äußeren Form zwischen den beiden Schnitten kann uns jetzt nur noch das unbedeutende Moment auffallen, daß der ventrale mittlere, zwischen den beiden Retractoren lm_2 liegende Abschnitt in dem einen Falle konvex, im andern konkav ist, während die Seiten des Ganglions auf beiden Abbildungen in fast gleicher Weise stumpf abgeschnitten sind.

Wenn ich nun zuerst auf gewisse Differenzen in der Zellenzahl hinweise, wie sie in den Zeichnungen erst bei genauerem Zusehen hervortreten, so kann ich von vornherein mitteilen, daß die Unterschiede nur ganz unwesentlich und überdies auch nur scheinbare sind. Sie bestehen in dem Vorhandensein dreier mit roten Zahlen bezeichneten Zellen (Fig. 4,1 x und y), die man auf der Vergleichszeichnung (Fig. 3,6) vergebens suchen wird. Die beiden etwas höher liegenden Zellen x, von denen nur die linke einen Plasmaleib erkennen läßt, fallen als wirkliche numerische Abweichungen sofort hinweg, da sie in der Tat auch auf dem entsprechenden Schnitt der andern Serie vorhanden sind, wenn auch nur ganz schwach angedeutet, was mich veranlaßte, sie dort zu ignorieren. Diese und unter andern auch die folgende Zeichnung war schon vollendet, als ich mich mit der Zellkonstanz zu beschäftigen begann, und eine nachträgliche, auf Grund dieses Befundes vorzunehmende Eintragung glaubte ich nicht machen zu sollen.

Es bleibt also noch die, offenbar nur angeschnittene, Zelle 19, die lediglich auf einer Ganglionhälfte nachweisbar ist. Aber auch sie kann billigerweise nicht gegen die Zellkonstanz ins Feld geführt werden, da ihre Identität mit Zelle 5 des folgenden Schnittes (Taf. X, Fig. 4,2) über allen Zweifel erhaben ist. Es grenzte ja direkt ans Wunderbare, wenn mehrere gleichgeführte Schnitte durch zwei in ihrer Größe sich nicht vollkommen entsprechende Gehirne gänzlich übereinstimmende Zahlen- und Lageverhältnisse der einzelnen Elemente liefern würden.

Auf beiden miteinander zu vergleichenden Schnitten (Fig. 3,6 und 4,1) treffen wir unpaar eine kleinere, rundliche Zelle (Nr. 1. Die Bezeichnungen für Fig. 3,6 siehe auf Fig. 3,6*A*) an, die absolut in der Medianlinie zwischen dem dunkeln Komplex (Fig. 3,6*AsD*) und einer dorsalen Vertiefung des Ganglions gelegen ist. Zu ihren Seiten befindet sich je ein als Centrum in Anspruch genommenes Zellpaar (C_2) von verschiedenen Größenverhältnissen. Beide Paare liegen ziemlich tief, doch ist das von Fig. 4,1 noch weniger angeschnitten als das von Fig. 3,6. Die beiden linken Zellen Nr. 2 stimmen in ihrer Lage und äußeren Begrenzung nicht übel miteinander überein. Hier wie dort stoßen sie mit breiter, gerader Basis an die Oberfläche des Gehirns und legen sich mit ihrem etwas abgerundeten ventralen Ende ein bißchen über die Zelle 17. Ein Vergleich des Verhaltens auf der rechten Seite ist deshalb nicht gut möglich, weil es nicht gelingen wollte, den ganzen Umriß der betreffenden Zelle von Fig. 4,1 genau festzustellen. Weiter vorschreitend, begegnen wir zwei umfangreichen Zellen (Nr. 3), und wiederum sind es die der linken Seite, die mit ihrem zugespitzten medialen und abgerundeten distalen Ende, mit ihrer im wesentlichen geraden dorsalen Abgrenzung und gebogenen oder etwas geknickten ventralen Kontur eine unverkennbare Ähnlichkeit zeigen, während sich die beiden rechten Zellen nur in ihrer Größe ungefähr gleichen. Die Flächen der Zellen 4 und 5 fallen auf Fig. 4,1 in größerer Ausdehnung zusammen als auf Fig. 3,6; auch sind auf erstgenanntem Bilde die höher liegenden Zellen Nr. 4 etwas anders orientiert, doch ist im übrigen sowohl bei den letzteren, als den rechten Zellen Nr. 5 eine Ähnlichkeit der Form vorhanden. Einen recht hohen Grad von Übereinstimmung lassen die großen, schräg nach außen gerichteten Zellen 6 erkennen, von deren distalem spitzen Ende aus das Gehirn nach innen und ventral abfällt, was allerdings auf Fig. 4,1 allein auf der von äußeren Momenten nur mäßig beeinflußten rechten Seite gut wahrnehmbar ist.

Das vergleichende Studium der wenig Bemerkenswertes zeigenden Zellen bzw. Kerne Nr. 7, 8, 9, 10 möchte ich dem einzelnen überlassen und gleich zur Besprechung der Zellen 11 übergehen, die meines Erachtens einen besonders hübschen Beweis für die Konstanz der Lage abgeben. Es sind dies nämlich die einzigen Zellen im Gehirn, die in so starker und unvermittelter Weise gegen die Fasersubstanz vorspringen. Die Prüfung ihrer gestaltlichen Übereinstimmung wird dadurch vereitelt, daß einesteils der Nachweis eines Plasmaleibes für den linken Kern auf Fig. 4,1 nicht gelungen ist, andernteils die distale Grenze der rechten Zelle von Fig. 3,6 nicht deutlich hervortritt. Seitlich von diesen beiden Zellen, und an sie dicht anschließend, liegt je eine (Nr. 12), die mit der entsprechenden der andern Serie ebensowenig eine größere Ähnlichkeit in der Form zeigt, wie die noch weiter nach außen befindlichen Zellen 13. Eine ausgesprochene gestaltliche Differenz bieten die Zellen Nr. 14. Während sie sich auf Fig. 3,6 als langgestreckte, an einem Ende abgerundete, am andern allmählich zu einer Spitze sich verjüngende Elemente präsentieren, besitzen sie auf Fig. 4,1 die Form eines Ovals mit erheblich kürzerem Längsdurchmesser. Allzu tragisch dürfen derartige Abweichungen nicht aufgefaßt werden, die, wie wir alle wissen, auch durch den geringsten Unterschied in der Messerführung hervorgerufen werden können.

Die Zellen 15 und 16 könnten bedeutend ähnlicher sein, und für die morphologische Übereinstimmung der folgenden (C_4) läßt sich auch nicht viel mehr sagen, als daß sie auf beiden Schnitten einen etwas eckigen Umriß haben. Dagegen kann man mit der Übereinstimmung der Zellen 17 zufrieden sein, wenn sie auch medial auf der einen Zeichnung abgerundet, auf der andern schräg abgeschnitten erscheinen. Ihre verschiedene Lagebeziehung zu dem dunklen Kreis (Fig. 3,6 *AsD*) ist unwesentlich, denn auch bei dem durch Fig. 3,6 dargestellten Schnitt ist eine Einstellung möglich, bei der sie jenen berühren. Unter dieser schwarzen Kreisfläche liegen zwei kleinere Kerne (Nr. 18), deren Zellgrenzen nur auf Fig. 4,1 sichtbar werden. Wir haben jetzt noch eines Zellpaares (C_3) zu gedenken, das, weil tiefer liegend, bei gewöhnlicher Einstellung nicht scharf hervortritt, und dessen Lage auf Fig. 3,6 *A* durch die roten Striche angedeutet ist. Die Separatzeichnungen der linken Seite (Fig. 3,6 *B* und 4,1 *A*) lassen den in beiden Fällen fast nämlichen Situs erkennen. Die in Rede stehende Zelle C_3 wird umgeben von den Zellen C_4, 3, 5 und 14 (letztere reicht auf Fig. 4,1 *A* nicht ganz an C_3 heran), deren Konturen bei dieser Einstellung teilweise etwas undeutlich, aber der besseren Übersicht wegen scharf eingetragen wurden. Die Lagerung der Zelle C_3 auf beiden Serien ist dadurch unterschieden, daß sie auf Fig. 4,1 in stärkerem Maße von den Zellen 15 und 16 gedeckt wird als auf Fig. 3,6. Nach Erwähnung, daß jeder Schnitt aus 41 Zellen (abgesehen von den Zellen x und y von Fig. 4,1 und einschließlich der Zellen C_3) sich zusammensetzt, wollen wir ohne Verzug an die Kritik der folgenden Schnitte (Taf. X, Fig. 3,7 und 4,2) gehen, die also die Fortsetzung der eben besprochenen bilden.

Wenn wir die durch äußere Momente (Drüsenzellen und Mastax) verursachten Beeinflussungen wieder in Abrechnung bringen, so stimmen die Umrisse der Gehirne fast völlig überein.

Die schon vorher nachweisbaren Zellen C_2 (die Bezeichnungen für Fig. 3,7 siehe Fig. 3,7 *A*) wurden erst hier richtig getroffen, und es sind besonders die beiden rechts liegenden, die sich nicht erheblich voneinander unterscheiden. Allerdings um vieles mehr gleichen sich die eigentümlich vierseitigen Zellen Nr. 1, deren Ähnlichkeit fast nicht übertroffen werden kann. Sie werden überlagert von zwei Zellen (Nr. 2), die ebenfalls einen hohen Grad von Übereinstimmung aufweisen. Nicht weniger hervorragend als die Gleichartigkeit der Orientierung und Begrenzung der Zellen 3, ist die der Zellen Nr. 4, die wiederum einen hübschen Beweis für die morphologische Konstanz darstellen. Auch die folgenden (Nr. 5) sind dazu angetan, sie deutlich zu demonstrieren.

Nun beginnen die Verhältnisse sich etwas komplizierter und abweichend zu gestalten. Um dem Leser eine bessere Übersicht zu ermöglichen, wurden die Zellen 6 auf beiden Abbildungen rot umrandet und mit dieser Farbe auch bezeichnet. Die Zellen 6 und 7 der rechten Seite zeigen ja zweifellos noch eine gewisse Übereinstimmung, während die linken Zellen Nr. 6 jeder Ähnlichkeit entbehren. Die rechte Zelle 8 von Fig. 4,2 kann man schließlich auf Fig. 3,7 gestaltlich wiedererkennen, wenn sie auch hier mehr spindelförmig ist; dagegen differieren die entsprechenden der andern Seite erheblich. Noch schwieriger ist eine Identifizierung auf den ersten Blick bei den Zellen 9 und 10. Die Unterschiede lassen sich aber unschwer dahin erklären, daß infolge einer minimalen Differenz in der Schnitthöhe die Zellen 10 von Fig 4,2 nicht ihre ganze Ausdehnung nach der Oberfläche des Gehirns zu erkennen lassen, während ihnen auf Fig. 3,7 ein medianes Stückchen fehlt. Bei den Zellen Nr. 9 verhält es sich genau umgekehrt. Weiter ventralwärts folgen die Zellen 11, deren plasmatischer Bestandteil nur auf der einen Figur (4,2) sichtbar wird, und für die Kerne Nr. 12 ist auf beiden kein Plasmaleib zu sehen. Zelle 13 wollen wir vorläufig übergehen und gleich die kleinen Zellen bzw. Kerne Nr. 14 und 15 nennen, die an der Ventralseite in übereinstimmender Weise angeordnet sind. Neben und teilweise über den der Wurzel des Nerven *n* angeschmiegten Zellen 16 liegen die Kerne 17, deren Zellgrenzen, um weitere Komplikationen des Bildes zu vermeiden, ignoriert wurden. Ein Vergleich der, abgesehen von ihrer Lage, nur wenig Übereinstimmung zeigenden Zellen 18, 19, 20, 21 und C_5 soll wiederum dem Leser überlassen bleiben und nur noch hinzugefügt werden, daß die kleinen Elemente 22 und 23 auf beiden Schnitten fast gleichmäßig ausgebildet sind. Am Aufbau der letzteren beteiligen sich — ausschließlich der Zellen Nr. 13 — je 48 Zellen.

Meine Darlegungen reichen hoffentlich aus, den Leser wenigstens von der zahlenmäßigen Konstanz der Cerebralzellen völlig zu überzeugen, wenn schon, wie gesagt, in dem Wiedergegebenen auch manche bestechende Übereinstimmung der äußeren Form sich findet. Ich möchte aber nochmals betonen, daß auch sie in weitestem Grade vorhanden ist.

Die bisherigen Ausführungen bezogen sich nur auf die Gehirnzellen, und es ist vielleicht angebracht, mit einigen Worten auf die Konstanz der paar in Betracht kommenden Elemente hinzudeuten, die dem peripheren Nervensystem angehören. Da ist zuvörderst die ovale Zelle 13 (Fig. 3,7 und 4,2) zu erwähnen, die zwischen Gehirn und dem austretenden Nerv *n* eingeklemmt ist, und dann letzterer selbst, der auf beiden Schnitten in gleicher Weise das Ganglion verläßt. Er stößt mit seinem freien Ende auf zwei bzw. drei hintereinander liegende Ganglienzellen, von denen die ventralste und birnförmige der einen Serie (Fig. 3,7, links Gz_2) auf der andern (Fig. 4,1 Gz_2) schon einen Schnitt vorher in analoger Weise getroffen wurde. Ebenso ist bereits auf Fig. 4,1 bei tiefer Einstellung die linkseitige Zelle 13 von Fig. 4,2 und ein Teil des linken Nerven *n* sichtbar. Die zwei kleinen Zellen (Taf. X, Fig. 3,6 Gz_3), die zwischen den beiden Retractoren lm_2 der Ventralseite des Gehirns dicht ansitzen, sind auf Fig. 4,1 (Gz_3) eben noch wahrzunehmen. Vielleicht als feinstes Detail der Konstanz kann der zarte, aus den rechten Zellen 8 und 9 (Fig. 3,6 und 4,1) dichotom entspringende Nerv n_4 angeführt werden. Desgleichen ist auf Fig. 4,1 (n_1) wenigstens die Basis der in Fig. 3,6 zu beiden Seiten des Gehirns von der Zelle Nr. 6 abgehenden Faser noch zu erkennen, während ihre Hauptausdehnung auf den vorhergehenden Schnitt fällt. Auch die dem seitlichen Rückzieher lm_3 angelagerte Ganglienzelle Gz_1 (Fig. 3,7 und 4,2) ist konstant, und die vielkernige, nicht ganz sicher nervöse Zelle *Z* auf Fig. 3,2 (Taf. IX) ist ja schon früher mit der von Fig. 23*c* (Taf. XII) verglichen worden.

Zusammenfassung.

Die Gehirnzellen sind hinsichtlich ihrer Lage, Form und relativen Größe absolut konstant.

Die Lage des Kernes im Plasma erweist sich nicht immer als konstant .

Die Konstanz der Struktur erstreckt sich auf den allgemeinen Habitus der Zellen, ihre Färbbarkeit und die ungefähre Chromatinmenge im Kern, manchmal allerdings auch auf feinere Einzelheiten.

Die größeren Röhren der Fasersubstanz sind konstant, wahrwahrscheinlich auch die kleineren.

Desgleichen ist das periphere Nervensystem konstant, sowohl seine Zellen, als auch die vom Gehirn abgehenden Fasern.

VI. Sinneszellen und Sinnesorgane.

In der Gegend des Räderapparates finden sich Sinneszellen in einer ganz überraschenden Lagerung. Sie sind nämlich nicht im Verbande des Cilienorgans selbst gelegen, sondern außerhalb und in einiger Entfernung von ihm, und schicken, allerdings nicht immer deutlich nachweisbare, centripetale Fortsätze aus.

Auf der linken Seite der Fig. 3,1 (Taf. IX) sieht man an einer von Wimpern freien Stelle in einiger Entfernung von der Peripherie des Räderapparates eine kleine Zelle (*Sz*) liegen, die in keinerlei Kommunikation mit ihm zu stehen scheint und auch noch auf dem folgenden Schnitt (Fig. 3,2 *Sz*) nachweisbar ist. Wir wollen jedoch aus praktischen Gründen lieber ihr Pendant vornehmen, das uns Fig. 3,3 (*Sz*) in seiner ganzen Ausdehnung zeigt. Es handelt sich um eine ungefähr zuckerhutförmige, 6 μ große Zelle, die fast ganz von dem gleichgeformten Kern eingenommen wird, so daß das Plasma auf einen feinen Belag beschränkt bleibt. Der Nucleus umschließt einige chromatische Elemente und ein kräftig entwickeltes Liningerüst. Die Verbindung dieser Zelle mit der Körperoberfläche wird durch zwei immerhin ansehnliche Fortsätze hergestellt, die von ihrer proximalen Seite zum äußeren Rande der Matrix (*M*) ziehen.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei einer weiteren, 9 μ großen Sinneszelle (Fig. 3,6 *Sz*), die sich in ihrer Art eng an die eben beschriebene anschließt. Auch hier liegt der eigentliche Zellleib in einigem Abstand von der Körperoberfläche. Er enthält einen großen, ungefähr pfeifenförmig gestalteten, hellen Kern, der von einer zarten Plasmaschicht umgeben wird. Sie verjüngt sich nach der Cuticula hin zu einer feinen Spitze, und von dieser gehen zwei divergierende Fäden ab, die ganz bestimmt durch die Cuticula hindurch verfolgt werden können und sich bald wieder verbinden. Hierdurch entstehen zwei Dreiecke, deren gemeinsame Basis die Körperbegrenzung bildet. Das außerhalb der Cuticula liegende Dreieck scheint keinen Hohlraum, sondern eine faserige Plasmamasse mit eingestreuten chromidienartigen Elementen zu umschließen, welch beide ich aber für eine zufällige Bildung halten möchte. Eine direkte Kommunikation mit dem Gehirn konnte nicht festgestellt werden, doch ist es leicht möglich, daß sie durch den vom Gehirn abgehenden Strang n, insofern man ihn überhaupt für nervös halten will, zustande kommt. Der fragliche Nerv scheint ja auf die Vereinigungsstelle der Sinneszellfortsätze förmlich loszuziehen. Der nächste Schnitt (Taf. X, Fig. 3,7 Sz) zeigt noch den dort umfangreicheren, aber ähnlich geformten Kern der Zelle, doch war es nicht möglich, einen deutlichen Plasmaleib oder abgehende Fasern zu erkennen.

Es scheint, als ob sich von dieser Art Sinneszellen eine andre abtrennen ließe, deren Zellkörper der Körperoberfläche direkt aufsitzt. Fig. 3,3 (Taf. IX) zeigt an ihrer Ventralseite ein Paar derartiger Zellen (Sz_1), von denen allerdings die linke keine scharfe Abgrenzung nach innen aufweist. Vielleicht gehören auch die beiden größeren vor der Mundöffnung liegenden Zellen Z_1 von Fig. 3,2 hierher.

Die Beschreibung solcher extra corpus gelegener Sinneszellen, die wohl vorläufig ein Unikum im Tierreich darstellen, könnte verschiedenen Einwänden begegnen, von denen zwei sofort zurückgewiesen werden sollen. Der eventuelle Einwurf, daß es sich nur um zufällig angeschwemmte Bildungen handelte, wird schon durch ihre symmetrische Lage stark erschüttert und muß bei Berücksichtigung der nachgewiesenen Fortsätze, die sich zum Teil bequem durch die Cuticula hindurch verfolgen lassen, gänzlich hinfällig werden. Die symmetrische Lage der Zellen und ihre Größe lassen auch Parasiten, die haustorienartige Ausläufer in die Leibeshöhle sendeten, so gut als ausgeschlossen erscheinen.

Daneben ist auch die gewöhnliche, in den Verlauf des Epithels eingeschaltete, Art von Sinneszellen vertreten. Auf Fig. 3,3 sind dorsal zwei Kerne (Sz_2) vorhanden, von denen der linke einen feinen hellen Plasmahof wahrnehmen läßt, und diese spindelförmige Zelle ragt ganz deutlich etwas über die benachbarte Oberfläche hervor. Unter ersterer befinden sich zwei kleine miteinander verbundene Querschnitte, über deren Natur ich mich nicht weiter in Vermutungen ergehen will. Zweifellos müssen hier auch die beiden etwas mehr ventral gelegenen Kerne Sz_3 genannt werden, die mit den gewöhnlichen Matrixkernen ebenso wenig Gemeinschaft haben wie die Nuclei Sz_1 und Sz_2 von Fig. 3,2. Sämtlichen schreibe ich eine Sinnesfunktion zu.

Welchen von den erwähnten Zellen ein Sinneshaar zukommt, entzieht sich meiner Kenntnis, da der exakte Nachweis eines solchen bei dem Reichtum an Cilien ungemein schwierig ist.

Wir kommen jetzt zu einem paarigen Sinnesapparat — er sei »ventraler Stirnhöcker« genannt im Gegensatz zu den später abzuhandelnden Augen- oder besser »dorsalen Stirnhöckern« —, der ebenfalls den Wert einer Zelle zu haben scheint. Er ist meines Wissens in seiner Lage und Ausbildung noch bei keinem andern Rotator bekannt.

Dieser Apparat liegt, wie der Sagittalschnitt Fig. 14*a* (*vSt*, Taf. XII) zeigt, der Bauchseite sehr genähert und präsentiert sich als ein nach vorn verjüngter und dort quer abgeschnittener Höcker, dessen Ventralfläche etwas steiler abfällt als die dorsale. Die Stirnhöcker springen ungefähr 4 μ über das Niveau des Räderorgans hervor und haben eine vordere dorsoventrale Ausdehnung von 7 μ. Ihre Außenseite ist besetzt mit einer Anzahl recht kräftiger, besonders an ihrer Basis stark verdickter Cilien (Fig. 14*b*), die einen bedeutend größeren Durchmesser aufweisen, als die gewöhnlichen Wimpern, aus denen sie vielleicht durch Verschmelzung hervorgegangen sein mögen. Allerdings sind die Cilien nur als homogene Züge zu erblicken, und auch die großen an ihrem Grunde befindlichen Basalkörner, die aber leicht durch einen Konflux mehrerer kleiner entstanden sein können, stimmen in ihrer Zahl mit den Borsten überein. Es schien als ob jeder Wimper nur eine Wimperwurzel, die nicht dicker ist als die der feineren Cilien, entspräche, was sich aber leider nicht endgültig feststellen ließ. Gerade dieses Moment wäre meines Erachtens ausschlaggebend bei der Entscheidung, ob die Borsten als Einzelgebilde oder als Verschmelzungsprodukte aufzufassen seien. Die Wimperwurzeln werden umschlossen von einem dunkleren, homogenen, in eine linke und rechte Partie geteilten Gewebe, das große Ähnlichkeit mit der gewöhnlichen Räderapparatmatrix (*M*) besitzt. Da die starken Cilien nur über seine Ausdehnung verbreitet sind, so ist anzunehmen, daß die beiden dunkeln Bereiche vor allem zur Produktion der Borsten dienen. Der rechte verjüngt sich nach hinten stielartig und durchzieht die ganze Höhe des Stirnhöckers, dessen hintere Grenze der linke Komplex nicht erreicht. Dieser bedeckt teilweise einen großen Nucleus, der mit einem gewöhnlichen Matrixkern keinerlei Ähnlichkeit hat. Die noch übrige Partie des Stirnhöckers ist ziemlich hell und schwach netzig strukturiert. In Fig. 14*c* wurde das gleiche Organ von einer andern Schnittserie wiedergegeben, das sich nur wenig von dem eben geschilderten unterscheidet. Der Kern ist kleiner und liegt zwischen den beiden dunklen Zonen eingeschlossen, die die ganze Höhe des Stirnhöckers durchsetzen. Diese unbedeutenden Abweichungen können zwanglos durch die etwas verschiedene Schnittrichtung erklärt werden. Wenn auch der Nachweis von Nerven nicht geglückt ist, so wird doch an der sensoriellen

Natur der ventralen Stirnhöcker, die auf Totalpräparaten nie besonders auffallen, kaum zu zweifeln sein.

Vielleicht am besten als sensible Nervenzelle zu bezeichnen ist eine mediane, langgestreckte Zelle (Fig. 3,3 Z_1), deren Seiten von der Matrix (*M*) des Räderorgans bedeckt werden. Die mittlere Partie der Zelle bleibt aber frei davon, und so steht sie in direkter Berührung mit der Außenwelt. Ich habe auf diesen Punkt besonders geachtet und mich in mehreren Serien davon überzeugen können, daß ihre Mitte von keinerlei Gewebe überdacht wird, wenn man ein völlig ausgestrecktes Tier vor sich hat. Die Zelle selbst, die auf ihrer Ventralseite von einem Muskelbündel begleitet wird, zieht sich links und rechts in einen Fortsatz aus und birgt zwei Kerne, was ich bei nervösen Elementen im ganzen nur zweimal beobachtet habe.

Ein Sinnesorgan, dessen perzipierender Teil aber nur aus einer Zelle besteht, repräsentiert ein ganz vorn im Räderapparat in seiner Medianlinie gelegenes Gebilde (Taf. XI, Fig. 8,2 *So*). Dort ist die Matrix (*M*) des Räderorgans eine Strecke weit unterbrochen, und ihre zugespitzten Enden werden durch einen gleichmäßig dicken Streifen eines hellen, zarten, cilienfreien und fast homogenen Gewebes, das auf dem vorhergehenden Schnitt (Fig. 8,1 *So*) einen etwas größeren Komplex ausmacht, verbunden. Dicht unter diesem Streifen liegt eine in zwei seitliche Fortsätze sich verlängernde Ganglienzelle (Z_1) ausgespannt, die im engsten Kontakt mit dem Gehirn (*Ce*) steht. Sie ist, ebenso wie die vorher beschriebene sensible Nervenzelle, mit zwei Kernen ausgestattet, und ich dachte schon daran, ob es sich nicht vielleicht um ein und dieselbe handeln könnte.

Ein deutlich aus mehreren Zellen bestehendes Sinnesorgan, das bei den Rotiferen ganz allgemein verbreitet ist — es scheint nur der Gattung *Conochilus* zu fehlen —, stellt der Dorsaltaster (Nackentaster, Dorsaltentakel, Borstengrube) dar. Seine Anwesenheit wurde schon von EHRENBERG (14, S. 386) bemerkt, der ihn als »Respirationsröhre« ansprach, durch die dem, nach seiner Ansicht mit Kiemen ausgestatteten, Rädertierorganismus Wasser zugeführt werden sollte. Wie schon der Name sagt, ist der Rückentaster auf der Dorsalseite gelegen, und zwar in der überwiegenden Anzahl der Fälle kurz hinter dem Gehirn, von dem er direkt innerviert wird. Wird auch das Gebilde durch diesen Zusammenhang mit dem Ganglion unzweifelhaft als Sinnesorgan dokumentiert, so ist man doch trotz seiner Bezeichnung als Taster über seine eigentliche Funktion noch nicht ganz im klaren. Sein Bau scheint etwas komplizierter zu sein als es bisherige

Darstellungen vermuten lassen und darf in mehr als einer Hinsicht einiges Interesse beanspruchen. Ich werde deshalb diesen Komplex etwas ausführlicher behandeln und seine Zusammensetzung an Hand von Sagittalschnitten klar zu machen versuchen. Hierzu ist zu bemerken, daß die Fig. 15,1, 15,1*A* und 15,2 (Taf. XII) nicht drei, sondern nur zwei aufeinander folgenden Schnitten entsprechen, und zwar repräsentiert Fig. 15,1 die hohe, Fig. 15,1*A* die normale Einstellung eines Schnittes. Elemente von dieser Kleinheit geben sich dem beobachtenden Auge natürlich nicht kampflos preis, und wenn ich doch mit einigen Details aufwarten kann, so verdanke ich dies hauptsächlich der Verwendung von Apochromat-Immersionen, mit deren Hilfe die diesbezüglichen Abbildungen verfertigt worden sind. Letztere wurden der besseren Übersicht wegen so orientiert, daß sie ihre Dorsalseite nach oben kehren.

Der Taster ist bei *Eosphora*, wie bei den meisten andern Formen, unpaar und liegt in der Medianlinie, ungefähr 30 μ hinter dem Gehirn. Dort befindet sich, was unschwer schon auf Totalpräparaten (Taf. IX, Fig. 1 *dT*) sichtbar wird, in der Cuticula eine kleine kreisrunde Öffnung mit wallartig aufgeworfenem Rand, der weniger durch eine Verdickung der Cuticula hervorgerufen wird, als durch ihren Umschlag. Bei Seitenansicht (Fig. 2 *dT*) und auf dem Längsschnitt (Taf. XII, Fig. 15,1, 15,1*A* und 15,2) imponiert diese Unterbrechung der Körperbedeckung (*Kcu*) als eine kurze, etwas konische Röhre, die auch nach der Leibeshöhle zu zapfenförmig vorspringt und deren Wandung sich von innen nach außen verjüngt. Die Öffnung wird verschlossen durch einen die Basis einer Mulde bildenden, sehr dunkeln Kontur, der sich mit dem inneren Ende der Cuticularröhre verbindet. Fig. 15,1 (hohe Einstellung) zeigt die Mulde in ihrer ganzen Ausdehnung, Fig. 15,1*A* (normale Einstellung) ihren äußeren Rand und der nächste Schnitt (Fig. 15,2) ein Bild, das ungefähr in der Mitte zwischen den beiden andern steht. Die Mulde wurde also nicht ganz günstig getroffen, denn sonst müßte Fig. 15,1*A* ihre größte Tiefe und Fig. 15,1 und 15,2 ihre randliche Partie aufweisen. Wollte man nur nach den hier wiedergegebenen Abbildungen entscheiden, so könnte man wohl zur Negation einer einheitlichen Vertiefung kommen und vermuten, daß es sich um eine Mulde handelte, die durch einen Sattel (Fig. 15,1*A*) in zwei Teile (Fig. 15,1 und 15,2) zerlegt würde. Daß aber dem nicht so ist, beweisen andre Serien. Die Muldenwand ist also, wie gesagt, sehr dunkel. Sie ist nicht glatt, sondern scheint mit vielen ganz kleinen Höckerchen versehen zu sein. Recht deutlich sind zwei größere, die Basis je eines

Cilienbüschels bildende Körner in der Muldentiefe (Fig. 15,1 und 15,2), die wahrscheinlich als Basalkörner anzusprechen sind. Die Cilienbüschel lassen eine Zusammensetzung aus einzelnen, aber miteinander verklebten Wimpern zur Not noch erkennen. Ob es erlaubt ist, in dem Vorhandensein zweier getrennter Wimperbüschel den Beginn einer Tasterteilung, die bei einigen Formen durchgeführt ist, zu erblicken, dünkt mich sehr fraglich. Es ist doch kaum anzunehmen, daß eine Zweiteilung des Sinnesorgans zuerst und ausschließlich in der Anordnung der Cilien sich ausprägen würde. Bei *Lacinularia socialis*, bei deren, auch mit zwei Wimperbüscheln versehenen, Dorsaltaster sicherlich eine Teilung angebahnt ist, liegen die Verhältnisse doch etwas anders. Dort wird nach PLATE (34, S. 6) dieses Sinnesorgan von einer kleinen Papille gebildet, die durch eine mittlere Einkerbung in zwei Kegel gesondert wird, und auf jedem derselben entspringt ein Borstenbüschel. Auch hier wird wohl das Primäre die Teilung der Papille und nicht die der Sinneshaare gewesen sein.

Und nun zu dem wesentlichen Teil des Sinnesorgans, der sich nach innen an die Mulde anschließt. Sein Medianschnitt ergibt folgendes Bild (Fig. 15,1*A*). Der Cuticularöffnung bzw. der Muldenwand ist ein dreigeteilter, rundlicher, etwa 4 : 5 μ großer Komplex dicht angelagert, dessen Dreiteilung auch an seinem Innenrande sich ausprägt. Er besteht aus einem centralen, mit dem spitzeren Ende nach außen gekehrten, ungefähr birnförmigen Körper, der bis auf seine beiden Pole vollständig in eine kugelige Plasmamasse eingebettet ist. Auf dem Medianschnitt (Fig. 15,1*A*) muß uns selbstredend diese plasmatische Hülle in Form zweier Mondsicheln entgegentreten, die den birnförmigen Körper vorn und hinten (auf der Zeichnung links und rechts) flankieren.

Letzterer ist besonders interessant durch zwei in seiner Mitte und in geringem Abstand voneinander gelegene rundliche Komplexe, die keine Spur von Kernfarbstoffen angenommen haben und auch sonst in nichts an Nuclei erinnern. Ich hege den starken Verdacht, daß sie Statolithen oder Otolithen vorstellen, deren Kalkmasse durch die Behandlung mit Pikrinchromsäure gelöst wurde, so daß nur noch die plasmatische Grundsubstanz restiert. In der Tat sprechen auch andre Momente dafür, daß das birnförmige Organ, dessen Wandung von einer sich mit Orange G dunkel tingierenden homogenen Schicht gebildet wird, einen statischen Apparat repräsentiert. Von der genannten Randschicht nämlich erheben sich nach innen zu radiär gestellte Härchen, die auf ihren Spitzen die beiden mutmaßlichen Statoliten tragen.

Ein Gehörorgan wurde schon von zwei Autoren den Rotatorien zugesprochen. Bartsch (2, S. 333) fand bei *Hydatina senta*, da »wo die zwei Nervenstränge zum Nackentaster — vom Gehirn abgehen —, zwei gestielte Bläschen. — Eine sehr dünne Hülle schließt einen fein granulären Inhalt ein, darin etwa ein halbes Dutzend orangerötliche Kügelchen suspendiert sind.« Ich habe mich vergeblich bemüht, mich von der Richtigkeit dieser Beobachtung zu überzeugen und konnte nichts finden, was die Bartschsche Angabe bestätigen könnte, obwohl ich meine Aufmerksamkeit ganz besonders auf diesen Punkt gerichtet habe. Huxley (26) und Tessin (41) vermuten hinter dem noch näher abzuhandelnden »Kalkbeutel« von *Notommata aurita* eine Otocyste, eine Ansicht, die sicherlich nicht das Richtige trifft.

Die Struktur der kugeligen, das statische Organ umhüllenden Plasmamasse ergibt sich aus den Fig. 15,1*A* und 15,2. Auf letzterer ist der birnförmige Körper selbst nicht mehr getroffen, infolgedessen erscheint der rundliche Plasmakomplex als etwas einheitliches. Seine Struktur stimmt natürlich mit der seiner sichelförmigen Durchschnitte von Fig. 15,1*A* völlig überein, d. h. die Plasmakugel weist im Innern ein feines, unregelmäßiges Netzwerk auf und wird, genau wie der statische Apparat, nach außen von einer dunkeln homogenen Zone abgeschlossen. Die plasmatische Masse birgt vier 1—2 μ große, helle und nicht sehr scharf hervortretende Kerne (Fig. 15,2), die in vollkommener Weise mit den beiden von Fig. 15,1 harmonieren. Diese Figur entspricht, wie gesagt, der hohen Einstellung des durch Fig. 15,1*A* veranschaulichten Schnittes. Der Plasmakörper erscheint hier etwas dichter und dunkler als auf den beiden andern Bildern, auch ist die Randschicht nur recht wenig ausgeprägt, Unterschiede, die ganz leicht auf den flächenhaften Schnitt zurückgeführt werden können.

Da der Wert der beiden schon besprochenen Wimperbüschel (Fig. 15,1, 15,1*A* und 15,2) für einen statischen Apparat nicht recht einzusehen ist, so gehören sie wohl nur der kernhaltigen Plasmamasse an. Diese letztere übernimmt in einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit weniger eine Schutzfunktion für den statischen Apparat, sondern sie hat vielmehr selbst die Bedeutung eines wahrscheinlich zum Tasten dienenden Sinnesorgans, so daß bei *Eosphora* der gesamte »Dorsaltaster« eine Kombination von statischem Organ und Tastapparat darstellen würde.

Für die Innervierung ist hinreichend gesorgt. Die Leitung zweier verschiedener Reize durch einen Nerven wäre allerdings höchst unwahrscheinlich, aber nichts kann gegen die Annahme eingewendet werden, daß einer der beiden vom Gehirn zu dem Sinnesorgan ziehenden Nerven den statischen, der andre den Tastapparat versorge. Diese 1 μ dicken Nerven (Fig. 15,1 *tn*) entspringen der hinteren dorsalen Ecke des Gehirns, zeigen keinerlei gangliöse Anschwellung, sind hüllenlos und setzen sich unter Dreiteilung (die Gabeläste liegen nicht alle in derselben Ebene) mit dem Sinneskörper in Verbindung. Auf Fig. 15,2 (*tn*) ist nur eine einfache Gabelung eingetragen, weil der dritte Ast auf einen andern Schnitt fällt. Von einer streifigen Struktur der Stränge, die aber keineswegs direkt in Abrede gestellt werden soll, konnte ich mich nicht sicher überzeugen, und deshalb wurden sie homogen gezeichnet. Aber nie und nimmer kommt ihnen eine Struktur zu, wie wir sie bei den aus der Fasersubstanz entspringenden Nerven *n* (Taf. X, Fig. 3,7 und Textfig. 6) kennen gelernt haben. Soviel sich konstatieren läßt, stellt jeder Tasternerv den Fortsatz einer Ganglienzelle dar. Ob die der linken und rechten Seite ganz gleich gebaut ist, kann ich nicht angeben.

Wenn in der Literatur öfters von einer wallartigen Verdickung der Hypodermis in der Gegend des Tasters die Rede ist, so beruht diese Angabe wahrscheinlich überall auf einem Irrtum. Die Hypodermis selbst nämlich verjüngt sich eher etwas nach der Cuticularöffnung zu, wie Fig. 15,1 *A* (*Hy*) zeigt, dagegen findet man zu beiden Seiten des Sinnesorgans zwei ansehnliche, der Hypodermis eng anliegende, aber von ihr scharf getrennte Zellen (*kz*), die sich, abgesehen von der etwas geringeren Größe, in nichts von den Kopfzellen unterscheiden. Sie sind auch auf Totalpräparaten (Fig. 2 *kz*) nachweisbar, und es macht dort tatsächlich den Eindruck, als ob es sich nur um die angeschwollene Hypodermis der Körpercuticula handelte. Gerade hier scheint mir die Bedeutung der Kopfzellen als Polster besonders eklatant zu sein. Sie werden es verhindern, daß das Sinnesorgan bei Kontraktion des Tieres durch Druck Schaden erleidet. Da die beiden Kopfzellen den Sinneskörper etwas überlagern, wurden sie nicht ganz umgrenzt. Sie werden auch bei hoher Einstellung (Fig. 15,1) und auf dem folgenden Schnitt (Fig. 15,2) sichtbar, sind aber dort vernachlässigt worden.

Plate (34, S. 45) berichtet, daß bei *Synchaeta* und *Hydatina* »einige zarte Muskeln« von der Matrix des Räderapparates zum Nackentaster ziehen, was Zelinka (46, S. 407) und Hlava (23, S. 299) anzweifeln. Schon vor Plate teilte Leydig (30, S. 408) von *Hydatina* mit, daß »zwei Fäden — an die unpaare Grube mit dem Borstenbüschel gehen, welche muskulöser Natur sind, ich sah sicher, daß sie sich zusammenzogen«. Ganz abgesehen von seiner Autorität, scheint mir die Angabe Leydigs und auch die von Plate schon deswegen richtig zu sein, weil auch bei *Eosphora* zwei zweifellose, später noch zu nennende Muskelfäden vom Räderapparat zum Taster gehen, von denen einer (lm_9) auf Fig. 15,1 wiedergegeben ist.

Wir haben uns an dieser Stelle noch mit einem Sinnesorgan zu beschäftigen, das median und ganz vorn im Räderorgan gelegen und manchmal schon auf Totalpräparaten (Fig. 1 *So*) schwach sichtbar ist. Es ist einesteils durch seine Größe, andernteils durch seinen komplizierten Bau, dessen tieferes Studium Apochromatimmersionen erheischt, ausgezeichnet. Eine rechte Vorstellung, wie die einzelnen Teile des Organs zusammenwirken, konnte ich mir nicht machen, und so halte ich es für das beste, die Frontalschnitte hintereinander zu besprechen und mit dem dorsalsten (Taf. XI, Fig. 8,5) zu beginnen.

Dort befindet sich über zwei gewöhnlichen, dem Gehirn (*Ce*) aufsitzenden Kopfzellen (*kz*) ein wohlbegrenzter wurstförmiger Körper (*So*), der der Cuticula dicht angeschmiegt ist. Sein helles, unregelmäßig strukturiertes Plasma läßt bei mittlerer Einstellung nichts von Kernen oder Zellgrenzen erkennen, dagegen gewahrt man beim Senken des Tubus und noch besser auf dem folgenden Schnitt (Fig. 8,6 *So*) in epithelartiger Anordnung eine Anzahl kubischer, im günstigsten Falle 2,75 μ großer Elemente, von denen die seitlichsten nicht mehr ganz scharf umrissen sind. Sie enthalten ein kleines dunkles Korn, das von einer hellen, von radial verlaufenden Strängen durchzogenen Zone umgeben wird, und die Entscheidung, ob es Kerne oder Zellen sind, bringt mich einigermaßen in Verlegenheit. Ich halte mehr fürs erstere, weil mir die dunkeln Granula als Kerne zu unbedeutend erscheinen, und neige daher zu der Ansicht, daß wir es mit einem plasmaarmen Syncytium zu tun haben, dessen Kerne dicht gedrängt beieinander liegen. Seine Trennung von der Außenwelt besorgt eine schmale, wimpernlose Plasmazone ohne cuticularen Abschluß, über deren Randpartie sich jederseits die benachbarte Matrix (*M*) des Räderapparates ein wenig hinüberschiebt.

Das Syncytium gelangt zu einer bedeutend größeren Ausdehnung, als es hier scheinen möchte, denn es begleitet, wovon man sich bei hoher Einstellung des nächsten Schnittes (Fig. 8,7) überzeugen kann, den ganzen vorderen Kontur des im Schnitt doppellanzenförmigen Gebildes *So* — dieses Verhalten wurde aber auf der Zeichnung vernachlässigt, weil seine Berücksichtigung störend gewirkt hätte — und biegt an dessen beiden Enden nach innen um (So_1). An diese umgebogenen Abschnitte So_1, die keine kubischen, sondern mehr ovale und kleinere Kerne bergen, setzt sich je ein vacuolisierter Strang (So_2) an, und diese beiden Stränge vereinigen sich zu einem netzigen, vier Kerne enthaltenden unpaaren Verbindungsstück (So_3). Vor diesem liegen die nicht mehr getrennt erscheinenden Reste kz_1 der beiden Kopfzellen kz von Fig. 8,6, hinter ihm eine riesengroße, zum Teil noch auf dem folgenden Schnitt (Fig. 8,8 Z) und vielleicht sogar auch auf Fig. 8,9 (Z) nachweisbare Zelle Z, die aber höchstwahrscheinlich nicht nervöser, sondern muskulöser Natur ist. An Stelle des Verbindungsstückes (Fig. 8,7 So_3) erscheinen beim Heben des Tubus vier Kerne (Fig. 8,7A So_3), die in ihrem Bau denen des Syncytiums entsprechen, ohne jedoch eine plasmatische Umhüllung erkennen zu lassen.

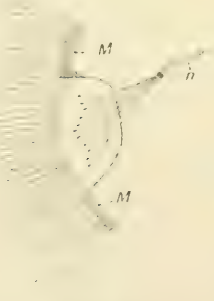
Der schon genannte doppellanzenförmige Komplex (Fig. 8,7 So), dessen Enden von der Räderapparatmatrix (M) bedeckt werden, hat eine Breite von 50 μ. Er wird von einer dünnen Cuticula umhüllt und besteht aus grobwabigem, hellem Plasma. Eine Cilienbekleidung fehlt im Bereich des Organs, und wenn auf unsrer Figur doch eine solche vorhanden zu sein scheint, so handelt es sich in Wirklichkeit nur um angeschnittene Teile von Cilien der benachbarten Räderapparatmatrix.

Auf dem nächsten Schnitt (Fig. 8,8) liegt innerhalb des zweispitzigen Komplexes So eine dunkle, engmaschige und nach den Seiten hin sich verbreiternde Gewebspartie (So_1), die an ihren Enden von zwei 2,5 μ großen, hellen Kernen bedeckt wird. Sie durchmißt nicht das ganze Organ (So) und hat in ihrer gesamten Ausdehnung kurze, aus Wimpern ableitbare Stäbchen erzeugt, die nur wenig über die Oberfläche hervorragen (s. besonders Fig. 8,9) und sich nach innen in eine Wimperwurzel fortsetzen (Fig. 8,8). In den Verlauf eines jeden Stäbchens sind zwei kleine dunkle Körner eingeschaltet, von denen eines der das Sinnesorgan So abgrenzenden Cuticula aufsitzt, während das andre sich am vorderen Rande der Stäbchenmatrix So_1 befindet. Die Stäbchen liegen etwas weiter voneinander entfernt als die gewöhnlichen Cilien, deren Basis auch nicht so stark ist, wie die freien Enden der Stäbchen, die ich als Sinneshärchen ansprechen möchte, wie das ganze Organ als Sinnesorgan. Unterhalb des letzteren und in einigem Abstand von ihm befindet sich eine Ganglienzelle (Fig. 8,8 Gz), zu deren Leib vielleicht noch die helle, dem Sinnesorgan eng angeschmiegte Plasmapartie x des nächsten Schnittes (Fig. 8,9) gehört, an die sich zwei fast homogene Stränge (x_1) ansetzen. Mit diesen nicht identisch sind zwei netzige, ziemlich helle Gewebszüge (Fig. 8,8 y), von denen der rechte sich bis zu dem Sinnesorgan verfolgen läßt und die mit zwei eigentümlichen, nicht näher beschreibbaren Balken (y_1) in Berührung stehen. Der letzte Schnitt (Fig. 8,9) zeigt im wesentlichen dasselbe wie Fig. 8,8, nur daß die beiden seitlichen, lanzenförmig gestalteten Abschnitte *So* des Sinnesorgans etwas höher liegen und deshalb von dem Mittelstück, das zwei Kerne enthält, abgesetzt erscheinen.

Da es mir trotz intensiver Bemühungen unmöglich war, alle Elemente dieses Sinnesorgans zu deuten und in ihren gegenseitigen Beziehungen zu erkennen, mußte ich mich mit einer detaillierten Schilderung des Beobachteten begnügen.

Als Sinnesorgane ohne nachweisbaren zelligen Charakter sollen zunächst die beiden kleinen Papillen (Fig. 1 *P*) angeführt werden, die nur wenig über das Niveau des Räderapparates sich erheben und mit je einem Büschel Haaren ausgestattet sind. Ich habe sie auch auf Schnitten getroffen, ohne aber tiefer in ihre Struktur eindringen zu können.

Bedeutend interessanter ist ein paariges Sinnesorgan, das ebenfalls ziemlich weit vorn gelegen und an der seitlichsten Stelle der linken Hälfte von Fig. 3,3 (Taf. IX, *So*) getroffen ist. Es ist wohl auch auf der entsprechenden rechten Seite des folgenden Schnittes (Fig. 3,4 *So*) angedeutet, aber hier in seinen Einzelheiten nicht erkennbar. Seine geringe Ausdehnung ließ eine stark vergrößerte Separatzeichnung (Textfig. 7) erwünscht erscheinen.



Textfig. 7.
Ein im Räderorgan gelegenes Sinnesorgan. Stark vergr.

Das Organ besitzt einen ovalen bis spindelförmigen Umriß und ist nach innen und lateral derb und solide abgegrenzt, während der Abschluß nach außen hin durch einen gewölbten Streifen lichten und zarten Gewebes besorgt wird, das von der angrenzenden gewöhnlichen Räderapparatmatrix (*M*) unterschieden ist. Ob auch ersteres wirklich Cilien hervorgebracht hat, wie es die Zeichnung annimmt, muß dahingestellt bleiben. Es ist möglich, daß sie von der tiefer liegenden gewöhnlichen Matrix herstammen. Das helle, 10 : 6 μ große Kästchen birgt ungefähr ein Dutzend feiner Fäden. Jedes dieser Fädchen, die die äußere Begrenzung nicht erreichen, ist an seinem freien Ende mit einem kleinen, knopfartigen Endapparat versehen. Nach innen setzen sich die Fäden über den umschriebenen Kasten hinaus fort und verbinden sich alle unter Bildung eines Punktes mit einem dünnen

Strang (n), den ich deshalb für nervös halte. Dieser Nerv verbreitert sich also besenreisartig. Nicht jedem Endapparat entspricht eine Faser, die sich so weit verfolgen ließe, sondern einige der Fäden verzweigen sich bald nach ihrem Eintritt in das Kästchen. Wenig über dessen innerer Begrenzung liegt noch eine dieser parallel verlaufende Faser, die die übrigen miteinander zu verbinden scheint. Es handelt sich also um ein allseitig geschlossenes Sinnesorgan, über dessen Funktion sich nichts Sicheres eruieren ließ. Vielleicht dient es zur Untersuchung von Flüssigkeiten.

Schließlich erwähne ich hier noch zwei in ihrer Bedeutung nicht genauer erkannte Strukturen, die bei weiterer Forschung sich vielleicht als mit Sinnesorganen in Beziehung stehende Bildungen ergeben werden. Die eine wird von den in den Fig. 3,1 und 3,2 (Taf. IX) mit x_1 bezeichneten Komplexen, die möglicherweise mit dem eben besprochenen Sinnesorgan zusammenhängen, dargestellt. Die andre repräsentiert ein kleines, in der ventralen Medianlinie gelegenes dunkel gefärbtes Stäbchen (Taf. X, Fig. 4,2 x), das der sehr dünnen und in der Zeichnung vernachlässigten Hypodermis aufsitzt. Von dieser ziehen zwei feine Fäden zum basalen Abschnitt des Stabes, dessen dorsales Ende V-förmig eingeschnitten ist. In dieser Einkerbung lagert ein kleines, helles, seinen Träger etwas überragendes Bläschen.

Die paarigen lateralen Taster (Fig. 2 lT) sind weit nach hinten verschoben. Mit ihrem Bau habe ich mich nicht näher beschäftigt und kann auch über den Verlauf der sie versorgenden Nerven nichts Sicheres sagen, doch trifft Plates (34, S. 94) generelle Ansicht, nach der diese Tasternerven bei den Rotatorien überhaupt nicht direkt mit dem Gehirn verbunden sind, höchstens in einigen wenigen Fällen zu. Plate konnte sie immer nur bis zur vorderen Aufknäuelung des Wassergefäßsystems verfolgen und denkt sich ihre Endigung so, daß sie »jene verschlungene Partie des Excretionsorgans innervieren oder sich an der Haut ausbreiten«, zwei Hypothesen, die auch nicht die allergeringste Wahrscheinlichkeit für sich haben. Er sagt dann, daß »möglicherweise — sich auch im Kopfe ein Nervenplexus« findet, »der von den Ausläufern der Gehirnnerven gebildet wird, und mit dem sich die lateralen Stämme verbinden«. Diese Vermutung ist schon etwas sinnfälliger, und in der Tat hat Zelinka (45, S. 380) einen ähnlichen Zusammenhang zwischen Nerven (nicht Tasternerven!) und Centralorgan bei *Discopus synaptae* feststellen können, wo die nach hinten ziehenden Längsnerven nur durch Vermittlung von in der Nähe des Gehirns gelegenen Nervenzellen, sog. »periencephalischen

Ganglienzellen«, mit ihm in Zusammenhang stehen. Es können demnach in manchen Fällen ganz gut auch die Nerven der lateralen Taster in einer derartigen Weise mit dem Gehirn in Konnex stehen, doch glaube ich, daß ihre Verbindung mit dem Ganglion meist eine direkte, also ohne Zwischenschaltung von Zellen, sein wird, sei es nun, daß sie isoliert das Gehirn erreichen, sei es, daß sie kurz vorher mit einem andern Längsnerven sich vereinigen. Hierfür sprechen auch die Angaben in der neueren Literatur, von denen einige zitiert werden sollen.

Sowohl HLAVA (23, S. 300), der die Tasternerven von *Conochiloides* mit dem zuerst von ZELINKA bei *Callidina symbiotica* (45, S. 472), *Discopus* (46, S. 385) und bei *Callidina russeola* (47, S. 13) gefundenen Nervus ventralis mit vollem Recht homologisiert, fand einen unmittelbaren Zusammenhang mit dem Gehirn, als auch DADAY (10) bei *Pedalion*. Von der Richtigkeit dessen Angabe konnte sich LEVANDER (28, S. 26) nicht direkt überzeugen; er betont aber nach einem Hinweis auf PLATES Meinung, daß die Richtung der Tasternerven, soweit er sie verfolgen konnte, »keineswegs mit der Ansicht DADAYS unvereinbar« erschien. Ferner sind hier noch zu nennen GAST (16, S. 190; *Apsilus*), HAMBURGER (21, S. 629; *Lacinularia* ♂), MASIUS (32, S. 669; *Asplanchna*), MONTGOMERY (33, S. 372: *Apsilus*; S. 379: *Stephanoceros* und S. 387: *Floscularia*) und WIERZEJSKI (44, S. 708; *Atrochus*).

Es ist gewiß oft sehr schwierig, ja sogar manchmal unmöglich, diese Nerven in ihrem vorderen Abschnitt zu verfolgen. Bei *Eosphora* z. B. scheinen sie, wie bei zahlreichen andern Arten, der Unterseite des Gehirns zu entspringen und zuerst schräg ventralwärts, dann nach hinten zu verlaufen. Die Aussichten sind also ganz schlecht, die an den Seitenwänden des von so vielerlei Elementen umrahmten Mastax aufsteigenden Nerven und ihre ventrale Verbindung mit dem nur schwer sichtbaren Ganglion beobachten zu können.

Kurze Zusammenfassung des Wesentlichsten.

Sinnesempfindungen werden bei *Eosphora* durch Sinneszellen, sensible Nervenzellen und Sinnesorgane wahrgenommen.

Zu den Sinneszellen gehören solche,

1) die außerhalb und in einiger Entfernung von der Körperoberfläche sich befinden und mit ihr durch Forsätze in Verbindung stehen;

2) die der Körperoberfläche mit ihrer Basis von außen dicht ansitzen;

3) die in den Zellverband der Räderapparatmatrix eingeschaltet sind; ihr Zellleib kann die Cuticula etwas überragen.

Die einzige zur Beobachtung gelangte sensible Nervenzelle ist zweikernig; ihre mittlere Partie steht in unmittelbarer Berührung mit der Außenwelt.

An Sinnesorganen besitzt *Eosphora*

1) ein unpaares, dessen perzipierender Apparat nur aus einer zweikernigen Zelle besteht;

2) solche, die deutlich aus einem Zellkomplex bestehen (hierzu gehört u. a. der Rückentaster, der ein kombiniertes Sinnesorgan darstellt);

3) solche, deren zelliger Charakter am ausgebildeten Tiere nicht mehr nachweisbar ist.

VII. Retrocerebraler Apparat.

Schon seit langem kennt man bei verschiedenen Rädertieren ein nackenständiges Gebilde, dessen Natur und Beziehungen zum Gehirn meist arg mißverstanden wurden. Es sind jene beutelförmigen Organe gemeint, wie z. B. *Notommata aurita* eines besitzt, das Ehrenberg (14) als »Kalkbeutel« bezeichnet hat. Beauchamp (3, 5, 6) hat sich zum erstenmal eingehender und vergleichend mit diesen Bildungen beschäftigt, was durch die Beobachtung ermöglicht wurde, daß der Inhalt dieser sonst oft kaum auffallenden Beutel — er nennt sie »sac rétrocérébral«, doch wäre es vielleicht besser, anstatt »Sack«, »Drüse« zu sagen — sich vital mit Neutralrot färbt. Dieser Umstand befähigte ihn, jenen Sack bei vielen ganz heterogenen Species nachzuweisen, bei denen man von dessen Vorhandensein bisher nichts wußte. Ich halte es für zweckmäßig, die nach Einwirkung einer stark verdünnten Neutralrotlösung angestellten Lebenduntersuchungen getrennt von den Resultaten zu besprechen, die Schnitte ergaben. Zuvörderst die ersteren.

Der ungefähr birnförmige, in seiner Größe schwankende retrocerebrale Sack (Fig. 1 *rS*), in dessen Bereich meist die Öffnung des Rückentasters (*dT*) fällt, liegt hinter dem Gehirn (*Ce*) und geht nach vorn allmählich in einen ausführenden Kanal (*ArS*) über, der dorsal in der Medianlinie des Ganglions verläuft. Bevor er dessen Vorderende erreicht hat, gabelt er sich in zwei Äste, die sich etwas ventralwärts senken und in je nach der Bewegung des Tieres verschiedenen Winkeln und Windungen nach vorn und seitlich ziehen, um dicht neben den dorsalen Stirnhöckern (*dSt*) zu münden. Hiermit setze ich mich in Widerspruch mit Beauchamp (3, S. CCXXVII), nach dessen

Angabe die Gabeläste nahe den Stirnhöckern umbiegen und in der Mittellinie sich öffnen. Das Organ wird in seiner ganzen Ausdehnung von einer nicht gerade feinen und recht resistenten Membran umhüllt.

Von der inneren Struktur ist nicht gar viel zu sehen. Das Hinterende des Sackes ist mit unregelmäßigen Vacuolen ausgestattet, die nach vorn immer undeutlicher werden und schließlich ganz zu verschwinden scheinen. Das sich mit Neutralrot tingierende Secret dieser unzweifelhaften Drüse, von dem an ungefärbten Tieren absolut nichts wahrzunehmen ist, besteht aus kleinen Körnchen, an denen sich zumeist eine größere gefärbte Peripherie von einem kleinen hellen Centrum unterscheiden läßt. Diese Granula befinden sich, besonders in den Ausführgängen, aus denen sie öfters in den Sack wieder zurückfließen, in einer fast ununterbrochenen gleitenden oder schleifenden Bewegung. Letztere setzt einerseits eine, allerdings nie einwandfrei konstatierte, Muskulatur voraus, wird vielleicht auch anderseits durch die Ruhelosigkeit des Objekts etwas gefördert. Dieser ständige Wechsel des Kontraktionszustandes des ganzen Tieres ist natürlich einer ruhigen Beobachtung sehr ungünstig, und diesem Moment ist es zuzuschreiben, daß die sicher stattfindende Ausstoßung des Secrets nicht beobachtet werden konnte.

Bevor wir uns nun dem Schnittstudium zuwenden, wollen wir noch ein eigenartiges Organ erwähnen, dessen wahre Natur zuerst gleichfalls von Beauchamp (6) erkannt und von ihm »glande subcérébrale« benannt wurde. Sie und den retrocerebralen Sack, welch beide immer vereint vorzukommen scheinen, faßt er unter der Bezeichnung »appareil rétro-cérébral« zusammen. Es handelt sich also ebenfalls um eine Drüse, von der auf Totalpräparaten in der Regel nur wenig oder gar nichts zu sehen ist. Bei *Eosphora* liegen die Verhältnisse insofern günstig, als die Hauptmasse der subcerebralen Drüse (Fig. 1 *sD*) — von Beauchamp (3) ursprünglich als »vésicules latérales« bezeichnet — dem Auge ohne weiteres zugänglich ist. Sie liegt, umgeben mit einer Membran, ebenso wie bei *Euchlanis* und *Notommata*, dem Hinterrande des Gehirns (*Ce*) dicht an — deshalb erscheint mir die Bezeichnung »subcérébrale« nicht ganz zutreffend —, wird von dem retrocerebralen Sack (*rS*) zum Teil überlagert und besteht aus zwei seitlichen, kugeligen Massen, die durch ein kurzes und schmäleres Zwischenstück miteinander verbunden sind, so daß ungefähr das Bild einer Hantel entsteht.

Bei oberflächlichem Studium imponiert der retrocerebrale Apparat als einheitliches, aber hinten dreigeteiltes Ganzes, und daher kommt es, daß man in der Literatur öfters von einem dreilappigen Gehirn lesen kann, von dem manchmal auch noch ein nervöses Band — in Wirklichkeit ist es der Ausführgang des retrocerebralen Sackes — zum Räderorgan ziehen soll. In allen Fällen, in denen von einem dreilappigen Gehirn die Rede ist, ist sicher ein retrocerebraler Apparat vorhanden.

Das Schnittstudium begegnet keinen größeren Schwierigkeiten. Vollends einfach ist die Verfolgung der subcerebralen Drüse, und zwar dank der starken Färbbarkeit ihres Secrets. Beauchamp (6, S. 249) bezeichnet speziell das Lichtgrün als einen geeigneten Farbstoff, nach meinen Erfahrungen liefern aber auch Karmin- und besonders Hämatoxylinfarben vorzügliche Resultate, indem sie die Drüse intensiv blau färben. Die Stärke der Tinktion richtet sich natürlich nach dem jeweiligen Secretionszustand; ferner dürfen Tiere, sollen gute Erfolge erzielt werden, vor dem Schneiden nicht zu lange in Alkohol gelegen haben.

Der frontal geführte Schnitt (Taf. XI, Fig. 8,1) zeigt anschließend an den unpaaren Ausführgang (*ArS*) den retrocerebralen Sack (*rS*), der zwischen den seitlichen Vorwölbungen der subcerebralen Drüse (*sD*) eingebettet ist und diese um ein Ende nach hinten überragt. Weiter ventral (Fig. 8,2) stoßen wir auf die Hauptausdehnung der subcerebralen Drüse (*sD*). Sie ist aufs innigste mit dem Hinterende des Gehirns (*Ce*) verbunden, von ihm aber durch eine derbe und dunkle Membran getrennt. Ebenso wie der retrocerebrale Sack setzt sich auch diese Drüse nach vorn in einen auf Totalpräparaten nicht erkennbaren Ductus (*AsD*) fort, der sich noch innerhalb des Gehirns in zwei Äste teilt. Diese Gabeläste wenden sich nach vorn und lateral (Fig. 8,3 *AsD*), biegen kurz hinter dem Vorderende des Tieres um (Fig. 8,4 *AsD*) und durchbrechen mit einer feinen Spitze, einander stark genähert, die Cuticula. Genau über ihren Mündungsstellen befindet sich je ein kleines, helles Dreieck, so orientiert, als ob es die Mündung verschließen wolle. Die Membran der subcerebralen Drüse umkleidet, entgegen der Ansicht Beauchamps (6, S. 249), auch den ganzen Ausführweg, was ja auch zum mindesten für die Strecke, über die das Secret frei durch die Leibeshöhle geleitet wird, postuliert werden muß. Wenn nun in vielen Fällen diese einhüllende Haut nicht deutlich sichtbar ist, so rührt dies lediglich von der großen Affinität des Secrets zu den Farbstoffen her.

Daß auf Fig. 8,2 und 8,3 der Ausführgang und die mittlere Partie der Drüse (*sD*) stärker tingiert ist als ihre Seitenteile, hängt wohl sicherlich mit einer dichteren Anhäufung des Secrets in der Gegend des

Ductus zusammen. Wenn auch die Grenze zwischen der helleren und der dunkleren Zone recht scharf ist, und die beiden gezeichneten Kerne (Fig. 8,2*sD*) die mediansten sind, so erlauben die histologischen Querschnittbilder doch nicht, das dunkle Zwischenstück als ein von Drüsengewebe entblößtes Sammelbecken aufzufassen. Der Ausführgang der subcerebralen Drüse beschreibt einen kleinen Bogen (Fig. 11 *AsD*) und macht nur sehr selten eine so starke Krümmung, wie sie Fig. 10 (*AsD*) zeigt. Das Mittelstück (*sD*) der subcerebralen Drüse, aus dem der Ausführgang entspringt, ist median getroffen (Fig. 11) birnförmig, während sich ihre lateralen Teile auf dem Sagittalschnitt (Fig. 12 *sD*) halbkreisförmig gestalten. Die beiden Ausführgänge des retrocerebralen Apparates (Fig. 10 *AsD* und *ArS*) liegen dicht übereinander und sind in das Gehirn etwas eingelassen. Das werden uns die Querschnitte, zu denen wir jetzt übergehen wollen, noch klarer vor Augen führen.

Einen wohlgelungenen Schnitt von hantelförmiger Gestalt durch die subcerebrale Drüse (*sD*) bietet Fig. 3,10 (Taf. X) dar. Das Plasma ist auf die dünnen Vacuolenwände reduziert, die verschieden gestaltete, meist polygonale Räume von differenter Größe umschließen. Wenn einige stärker ausgebildete Vacuolenwände sich zu Linien zusammenfinden, können eigentümliche Figuren zustande kommen. Zwei ziemlich schmale, in sich selbst zurückkehrende und stark gefärbte Zonen verlaufen parallel zur Peripherie der linken und rechten Drüsenmasse und trennen diese von ihrem ebenfalls vacuolisierten Verbindungsstück ab. Den Zwischenraum zwischen der Peripherie und der dunklen Zone füllt eine Vacuolenreihe aus. Über die Drüse zerstreut liegen kleine, stark gefärbte Granula, die man entweder als Chromidien oder besonders kondensierte Secrettröpfchen ansprechen kann. Daß sie sich fast ausschließlich in den Vacuolenwänden finden, spricht mehr für das erstere.

Die Nuclei sind richtige Drüsenkerne, doch tritt eine eigenartige Anordnung der chromatischen Elemente so oft auf, sowohl in der subcerebralen Drüse, als auch im retrocerebralen Sack, daß ich sie fast als typisch für die Kerne des retrocerebralen Apparates bezeichnen möchte. Ähnliches sah ich nur noch in den beiden Kopfzellen kz_1 von Fig. 3,3 (Taf. IX). Der ansehnliche Nucleolus liegt stets exzentrisch (Taf. X, Fig. 3,10 und 3,11 *sD*), fast oder ganz an der Kernwand. Die übrige, fein zerteilte chromatische Substanz ist nun so angeordnet, daß zwischen ihr und der freien Peripherie des Kernkörpers ein kleiner, scharf umschriebener heller Hof bleibt. Die Sechszahl der Kerne in der subcerebralen Drüse scheint konstant zu sein, drei liegen links und drei rechts, von denen einer auf diesem Präparat schlecht erhalten ist. Auf Fig. 3,9 vollzieht sich der Übergang der subcerebralen Drüse (*sD*) in ihren Ausführgang (Fig. 3,8—3,6 *AsD*).

Im Gegensatz zur subcerebralen Drüse sind Schnitte durch den retrocerebralen Sack sehr hell (Fig. 3,12 *rS*). Das spärliche Plasma — auf Fig. 6 (Taf. X) ist es etwas reichlicher — durchzieht in feinen Strängen die Drüse, so daß ein unregelmäßiges und grobes Netzwerk resultiert, nur der Wandbelag ist etwas dichter. Die im hinteren Teil des Sackes gelegenen Kerne entsprechen fast gänzlich denen der subcerebralen Drüse, so daß weitere Worte darüber unnötig sind. Von größeren Secretmassen war auf Schnitten niemals etwas zu sehen, doch möchte ich annehmen, daß die dunkeln Granula in ihrer Mehrzahl keine chromidialen Elemente, sondern Secretreste darstellen. Sie befinden sich nicht nur in dem sackförmigen Abschnitt (Fig. 3,12—3,10 *rS*) der Drüse, der zum Teil etwas kollabiert ist, sondern auch in ihrem, manchmal ebenfalls eingefallenen, Ausführgang (Fig. 3,9—3,6 *ArS*), oder richtiger, in ihrer nach vorn gerichteten schlauchförmigen Verlängerung. Man hat es nämlich nicht immer mit einem hohlen, nur der Secretbeförderung dienenden Kanal zu tun, sondern mit einem Schlauch, der oft von Plasmafäden — in vielen Serien sind sie noch bedeutend ausgeprägter als in der wiedergegebenen — durchzogen wird und dem wir auch eine secretorische Fähigkeit beilegen müssen. Diese wird sicherlich viel geringer sein als in der hinteren Drüsenpartie, und wahrscheinlich liegen die Verhältnisse bei der subcerebralen Drüse ganz ähnlich.

Eine Erklärung für die immerhin nicht langsame Bewegung geformter Secrete, wie wir sie im Ausführgang des retrocerebralen Sackes nach Neutralroteinwirkung antreffen, in einem expleten Gang begegnet fast unüberwindlichen Schwierigkeiten. Es sollen bei *Euchlanis* einige Bemerkungen über die Natur des Secrets und seinen Ausstoßungsmechanismus gemacht werden, so daß diese beiden Punkte hier um so eher übergangen werden können, als es sich zum Teil um nicht viel mehr als Vermutungen handelt.

Die Lagebeziehung der Ausführgänge des retrocerebralen Apparates zum Gehirn geht aus den Schnitten ohne weiteres hervor. Der Kanal der subcerebralen Drüse ist ganz in die dorsale Medianebene des Gehirns (*Ce*) eingelassen (z. B. Fig. 3,7 *AsD*, Taf. X). Dicht über ersterem liegt die das Ganglion etwas überragende Verlängerung des retrocerebralen Sackes (*ArS*), die auf dem vorhergehenden Schnitt (Fig. 3,6 *ArS*) vom Cerebrum gänzlich umschlossen wird. Der Nucleus Nr. 1, der auf dieser Figur den Gang etwas verdeckt, liegt in einer andern Ebene und ist ein Ganglienkern. Fig. 3,5 (Taf. IX) zeigt beider Drüsen Gabeläste (*AsD* und *ArS*), die sich nun noch tiefer ins Cerebrum eingesenkt haben. Die Ausführgänge des retrocerebralen Sackes lassen sich auf Schnitten nicht mehr gut weiter verfolgen. Zwar wurden auch noch auf Fig. 3,4 zwei Gebilde mit *ArS* bezeichnet, es muß jedoch dahingestellt bleiben, ob sie wirklich die Gabeläste des retrocerebralen Sackes sind. Dagegen können wir die Ausführgänge der subcerebralen Drüse dank ihrer starken Färbbarkeit tadellos deutlich sehen (Fig. 3,4 *AsD*). Auf Fig. 3,3 (*AsD*) haben sie das Gehirn verlassen, schlagen sich nach median um und münden auf Fig. 3,2 (*AsD*) nahe der Mittellinie und nicht ganz dorsal.

Im Gehirn (Fig. 3,5—3,9) und teilweise auch hinter dem Gehirn (Fig. 3,10) liegen also die Elemente des retrocerebralen Sackes über denen der subcerebralen Drüse, während noch weiter rückwärts (Fig. 3,11) der retrocerebrale Sack zwischen den beiden Hälften der subcerebralen Drüse sich befindet und schließlich (Fig. 3,12) nur noch allein getroffen wird. Die subcerebrale Drüse hat eine größte seitliche Ausdehnung von 37 μ, eine dorsoventrale von 14 μ und eine Länge von 10 μ. Die entsprechenden Maße des retrocerebralen Sackes sind 20, 17 und, bis zum hinteren Rande des Gehirns gemessen, 22 μ, doch sind all diese Größenverhältnisse nicht unerheblichen Schwankungen unterworfen.

Über der Bedeutung beider Drüsen lastet noch tiefste Dunkelheit. Der Entdecker der glande subcérébrale, Beauchamp, hat sich jeder Äußerung über ihre Funktion enthalten, während er das Secret des retrocerebralen Sackes als ein Excretionsprodukt betrachtet (15, S. 963). Bei *Notommata* und ihr verwandten Arten scheint ihm das Organ wegen seiner innigen Beziehungen zum Gehirn und Auge, welch letztere noch erörtert werden sollen, sekundär eine Sinnesrolle übernommen zu haben. Auch Tessin (41, S. 142) ist bei *Notommata aurita* von den nahen Relationen zwischen dem Beutel und Auge überzeugt und vermutet eine Kombination zweier Sinnesorgane, eines Gehör- und eines Sehorgans. Desgleichen sucht Huxley (26) hinter dem »Kalkbeutel« eine Otocyste, und Stein (38) spricht ihn als Giftdrüse an. Ich selbst weiß auch keine sinnfällige Erklärung, und wenn ich es nicht für ganz ausgeschlossen halte, daß das im vordersten Teil der Gabeläste befindliche Secret anlockend auf Beutetiere wirkt, so füge ich damit den vorhandenen Hypothesen nur eine weitere zu.

Zum Schluß sei noch die Bemerkung gestattet, daß meine Untersuchungen über den retrocerebralen Apparat fast vollkommen abgeschlossen waren, als mir die diesbezüglichen BEAUCHAMPschen Arbeiten in die Hände fielen. Ich verdanke diesem Autor lediglich das Rezept zu der, allerdings nicht unwichtigen, Vitalfärbung.

Kurze Zusammenfassung des Wesentlichsten.

Der retrocerebrale Apparat besteht aus zwei Drüsen, die hinter dem Gehirn liegen und durch je einen sich schließlich gabelnden Ausführgang am vorderen Ende des Tieres nicht ganz dorsal münden. Sie werden in ihrer ganzen Ausdehnung von einer Membran umgeben, so daß nirgends eine direkte Verbindung mit dem Ganglion besteht.

Die eine der beiden Drüsen ist der birnförmige retrocerebrale Sack. Er ist hell, das spärliche Plasma bildet unregelmäßige Vacuolen und findet sich nicht nur in dem hinteren, beutelartig erweiterten Teil — dem Hauptproduktionsort des Secrets — der Drüse, sondern auch in ihrer nach vorn verlaufenden schlauchförmigen Verlängerung, die dorsal in das Gehirn etwas eingelassen ist.

Die Kerne sind auf den hinteren Abschnitt der Drüse beschränkt und haben insofern einen eigentümlichen Bau, als der exzentrische Nucleolus an seiner freien Peripherie von einem hellen Hof umgeben wird.

Das Drüsensecret färbt sich vital mit Neutralrot und tritt dann in Form von Körnchen auf.

Die subcerebrale Drüse hat die Gestalt einer Hantel, auf deren Mittelstück der retrocerebrale Sack dorsal ruht. Ihr Plasma bildet dünnwandige, polygonale und dicht aneinander gedrängte Vacuolen. Der Ausführgang liegt ventral von dem des retrocerebralen Sackes und läuft ihm parallel; nur mündet dieser mehr seitlich, während die Gabeläste der subcerebralen Drüse nahe der Medianlinie sich öffnen.

Die Kerne stimmen mit denen des retrocerebralen Sackes fast völlig überein.

Das im wesentlichen homogene und vital nicht färbbare Secret besitzt eine große Affinität zu Farbstoffen.

VIII. Auge.

Unsre Kenntnis vom Rädertierauge bezog sich bisher nur auf das Pigment, während der eigentliche perzipierende Apparat vollkommen unbekannt ist. Aus der Anwesenheit meist rot gefärbter Pigmentflecke schloß man auf den Besitz optischer Organe und zum Teil gewiß mit Recht.

Das Hauptcharakteristikum der Gattung *Eosphora* soll in dem Vorhandensein dreier Augen bestehen, eines Nackenauges und zweier Stirnaugen, von denen wir zunächst das erstere etwas näher betrachten wollen.

Das wohlumschriebene Pigment des Nackenauges hat von oben gesehen die Gestalt eines Halbkreises (Fig. 1 *oc*) mit nach hinten gerichteter Kurve, in Seitenansicht ist es stäbchenförmig. Der Pigmentfleck, den seine schön tiefrote Färbung stark hervortreten läßt, zeigt eine große Resistenz gegen Kalilauge, und auch Osmiumsäure scheint ihm nicht viel anhaben zu können. Dagegen wird er durch die meisten andern Säuren und besonders durch Alkohol zum Schwinden gebracht.

Seine Lage ist streng konstant. Er befindet sich immer da, wo der retrocerebrale Sack (*rS*) in seinen Ausführgang (*ArS*) übergeht, also am Hinterende des Gehirns (*Ce*). Dieser Punkt fällt mit der mittleren Partie der subcerebralen Drüse (*sD*) zusammen, der das Auge ventral anliegt. Wie wir vorher gesehen haben, verläuft direkt unter dem Ausführgang des retrocerebralen Sackes in gleicher Weise der Ausführgang der subcerebralen Drüse, der infolge der Affinität seines Secrets zu den Farbstoffen besonders auf Längsschnitten immer besser nachweisbar ist als ersterer. Wir können also ganz gut die subcerebrale Drüse allein zur weiteren Orientierung benutzen, da ja, wie gesagt, der Ursprung ihres Ausführganges zusammenfällt mit dem des retrocerebralen Sackes.

Auf dem nicht ganz medianen Sagittalschnitt (Taf. XII, Fig. 11) ist eine Zelle (*oc*) dem Hinterende des Gehirns (*Ce*) dicht angeschmiegt. Sie liegt vor dem retrocerebralen Sack (*rS*) und ventral von dem mittleren Abschnitt der subcerebralen Drüse (*sD*), der sie etwas deckt und der also, wie wir uns nochmals auf Fig. 10 (*sD*) überzeugen wollen, direkt unter der Übergangsstelle des retrocerebralen Sackes (*rS*) in seinen ausführenden Kanal (*ArS*) sich befindet. Die in Rede stehende Zelle (Fig. 11 *oc*) beschreibt ungefähr einen Halbkreis, das gerade Ende nach vorn und ventral gerichtet, und zeigt eine sehr scharfe Begrenzung. Wenn auch die Körnchen sehr eng aneinander liegen, so kann sich doch das geübte Auge unschwer davon versichern, daß die Schärfe dieser Kontur durch nichts andres zustande kommt, als durch Chromidien, die an der Zellwand angeordnet sind. Das Plasma ist hell, wird von einem hier nur schwach entwickelten Balkenwerk durchzogen und birgt wenig freie chromidiale Elemente. Der lichte Kern von ansehnlicher Größe umschließt die stark hervortretende, aber nicht sehr reichliche chromatische Substanz.

Die eben geschilderte Histologie der Zelle zeigt also nichts eigentümliches, und wäre sie zwischen die Gehirnzellen vom Typus b eingeschaltet, so würde sie wohl kaum besonders auffallen. Was die Zelle histologisch vor allen übrigen auszeichnet, ist das Vorhandensein einer schwach lichtbrechenden, homogenen, ziemlich hellen, gelbgrünen Substanz (x), die in mäßig dicker Lage einen Teil der Zelle umschließt und gut abgesetzt ist. Zweifellos fehlt sie an der gerade abgeschnittenen vorderen, dem Gehirn zugekehrten Seite der Zelle, doch muß es dahingestellt bleiben, ob dies auch an ihrer dorsalen, von der subcerebralen Drüse (sD) etwas überlagerten Fläche der Fall ist.

Die isolierte Lage dieser Zelle läßt sich auch aus dem Frontalschnitt (Taf. XI, Fig. 8,3 *oc*) ersehen. Daß vor ihr das angeschnittene Mittelstück der subcerebralen Drüse (sD) gelegen ist, was mit dem Sagittalschnitt (Fig. 11) zuerst unvereinbar erscheinen möchte, rührt daher, daß die Längsausdehnung des Gehirns mit der des ganzen Tieres nicht zusammenfällt, so daß kein reiner Frontalschnitt durch das Ganglion und die subcerebrale Drüse erreicht wurde. Den Hinterrand der Zelle (*oc*) faßt wieder die gelbgrüne Substanz ein, und hinter dieser befindet sich ein schmaler Streifen (rS_1) des retrocerebralen Sackes, wie es ja auch nach dem Sagittalschnitt (Taf. XII, Fig. 11) zu erwarten ist. Erst bei ganz hoher Einstellung erblickt man noch den retrocerebralen Sack in größerer Ausdehnung (Fig. 8,3 rS).

In wunschlos übersichtlicher Weise läßt der Querschnitt (Taf. X, Fig. 3,10) den Situs der betreffenden Zelle (*oc*), die schon auf dem vorhergehenden Schnitt (Fig. 3,9 *oc*) etwas getroffen wurde, erkennen. Ihre Lage entspricht gänzlich unsern Erwartungen. Sie liegt auch hier unter dem Mittelstück der subcerebralen Drüse (sD) und unter der Übergangsstelle des retrocerebralen Sackes (rS) in seinen Ausführgang. Die fast kreisrunde Zelle hat einen Durchmesser von annähernd $8\,\mu$; ihr helles, homogenes Plasma wird von einem stärker als auf Fig. 11 entwickelten Balkenwerk durchzogen. Der freien Zellperipherie liegen von innen vier längliche, helle Gebilde an, von denen es aber höchst zweifelhaft ist, ob sie etwas Besonderes zu bedeuten haben.

Die Auszeichnung der Zelle durch einen besonderen Belag, von dem auf Fig. 3,10 allerdings nichts zu sehen ist, und ihre exponierte, der des Pigmentfleckes völlig entsprechende Lagerung berechtigten uns, sie als Augenzelle in Anspruch zu nehmen. Das Nackenauge von *Eosphora* besteht also aus einer einzigen, dem Gehirn eng ansitzenden Zelle. Denn es ist keinerlei Anhaltspunkt dafür vorhanden, daß auch die Zelle *Z* von Fig. 11, die höher und im Verband des Gehirns selbst liegt, etwas mit dem Sehapparat zu schaffen hat.

Was für eine Bewandnis es mit dem eigenartigen, einen Teil der Augenzelle einfassenden, gelbgrünen Saum hat, ist schwer zu sagen. Mich dünkt am wahrscheinlichsten, daß er die Grundsubstanz des im übrigen gelösten Pigments darstellt.

Einem derart primitiven Sehorgan, wie wir es eben kennen gelernt haben, kann man höchstens die Fähigkeit, hell und dunkel zu unterscheiden, beilegen. Ein Zustandekommen von Bildern ist wohl gänzlich ausgeschlossen.

Den Augen verschiedener Rädertiere wird mit aller Bestimmtheit eine Linse zugesprochen, deren Besitz sich auch *Eosphora* erfreuen soll. Ich konnte nie etwas von ihr wahrnehmen.

Und nun zu den sog. Stirnaugen! Auf zwei seitlichen, nicht ganz dorsalen und cilienlosen Höckern (Fig. 1 *dSt*), die dem vorderen Rande des Räderapparates entspringen, liegt je ein gelbroter, flockiger und unregelmäßig begrenzter Fleck, der nicht so scharf hervortritt, wie das Pigment des Nackenauges und der in Größe und Ausbildung Schwankungen unterworfen ist. Mit jeder Art von Konservierung ist der Schwund jener Flecke verbunden, die EHRENBERG und mit ihm viele andre als Stirnaugen angesehen und in hervorragender Weise systematisch verwertet haben, allerdings nicht ohne daß sich Stimmen des Widerspruches erhoben hätten.

Der erste Zweifler ist DUJARDIN (12, S. 591), der die systematische Bedeutung aller Pigmentflecke in der Rädertierklasse negiert und deshalb die Gattung *Eosphora* ganz fallen läßt. Für ihre Aufgabe plädiert auch LEYDIG (29, S. 40), nach dem die beiden Stirnaugen »nur intensiver gefärbte Stellen von gleicher orangegelber Farbe, wie der übrige Rand des bewimperten Kopfendes sie zeigt«, darstellen. In dieser Ansicht wird er von seinem Schüler BARTSCH (2, S. 338) unterstützt. Desgleichen hält EYFERTH (15, S. 74) die beiden farbigen Flecke an der Stirn nicht für Augen. Zu diesen Ungläubigen geselle auch ich mich. Die rötlichen Stirnflecke können unmöglich Augenpigment repräsentieren, nicht etwa deshalb, weil sie in ihrer Art und Farbe von dem Pigment des Nackenauges unterschieden sind, sondern weil der innere Bau ihrer Träger, der »dorsalen Stirnhöcker«, die Funktion als Augen ausschließt.

Auf Fig. 8,4 (*dSt*, Taf. XI) sind sie frontal getroffen. Sie sind nicht scharf von ihrer Umgebung isoliert, sondern die Cuticula des Räderorgans, das die Höcker sowohl nach außen als nach innen überragen, setzt sich kontinuierlich auf sie fort. Sie werden ungefähr in ihrer Mitte von einem gebogenen dunklen Strang durchzogen, der sich nur durch seine etwas tiefere Färbung von der gewöhnlichen Matrix (*M*) des Räderapparates unterscheidet. Die Oberfläche dieses Stranges ist mit dunklen Körnchen besetzt, und jedem dieser Granula entspricht eine feine Faser, die zur Cuticula verläuft. Bei starken Vergrößerungen (Fig. 8,4*A*) sieht man, daß diese letztere von lauter kleinen Zähnchen bedeckt wird, die wahrscheinlich Sinnesapparate vorstellen. Denn darüber, daß die dorsalen Stirnhöcker Sinnesfunktionen ausüben, kann kein Zweifel obwalten. Das beweisen die beiden vom Gehirn (*Ce*) abgehenden Nerven *n* (Fig. 8,4), die sie versorgen, ganz eklatant. Das Gewebe unterhalb des genannten dunklen Stranges scheint mit der ordinären Matrix (*M*) identisch zu sein. Dasselbe ist dicht körnig und umschließt einen kleinen Kern mit stark tingierbarem Nucleolus. Außerdem birgt es noch ein helles vacuolenähnliches Gebilde — für den linken Stirnhöcker s. Fig. 8,3 *dSt* —, das von einem Faden durchzogen wird.

Die Feststellung ist nicht ganz uninteressant, daß die Bildung von kräftigen Cilien, kurzen Stäbchen oder feinen Fäden in allen drei Sinnesorganen, die damit versehen sind, nämlich in den ventralen Stirnhöckern (Taf. XII, Fig. 14*b* und 14*c*), in dem großen medianen Sinnesorgan (Taf. XI, Fig. 8,8 und 8,9 *So*) und in den dorsalen Stirnhöckern, abhängt von einem Gewebe, das mit der Matrix des Räderorgans zum mindesten sehr nahe verwandt ist.

Wenn auch die dorsalen Stirnhöcker keine Augen tragen, so würde ich doch keinen Grund einsehen, warum die beiden niemals gänzlich fehlenden farbigen Flecke, deren Natur und Bedeutung schleierhaft geblieben sind, nicht systematisch verwertet werden sollten. Ihr systematischer Wert wird dadurch nicht viel geschmälert, daß bei *Eosphora* — und vielen andern — gelegentlich ähnliche, aber kleinere Flecken an nicht vorbestimmten Stellen des Räderapparates auftreten können.

Kurze Zusammenfassung des Wesentlichsten.

Eosphora digitata besitzt nicht drei, sondern nur ein, und zwar nackenständiges, Auge.

Von diesen ist äußerlich nur der tief rot gefärbte Pigmentfleck zu sehen, der eine konstante Lage hat. Er befindet sich an der Übergangsstelle des retrocerebralen Sackes in seinen Ausführgang, unter dem mittleren Abschnitt der subcerebralen Drüse und unmittelbar hinter dem Gehirn.

Der perzipierende Teil des Auges besteht aus einer einzigen, dem Hinterrand des Ganglions dicht angeschmiegten Zelle.

Die beiden dorsalen Stirnhöcker, die je einen gelbroten Fleck von fraglicher Bedeutung tragen, sind Sinnesorgane, die direkt vom Gehirn aus innerviert werden.

IX. Verdauungskanal.

Der Verdauungskanal beginnt mit dem Mund (Taf. IX, Fig. 2, 3,3, 3,4 und Taf. XII, Fig. 10 *O*). Er ist ventral am Räderorgan gelegen und wird, besonders dorsal, wulstig begrenzt (Fig. 10 *O*).

Der Mund führt in eine kurze, unbewimperte Mundhöhle (Fig. 10 *Oh*), die auf dem Querschnitt (Fig. 3,3 und 3,4 *Oh*) einen ungefähr V-förmigen Umriß besitzt. Der größte Teil der Mundhöhlenwand wird von einem hellen, wurstförmigen, mit vier Kernen ausgestatteten Komplex (Fig. 3,3 *Ohw*) gebildet, dessen Plasma von zahlreichen senkrechten Stäben durchsetzt und nach außen von einer starken, bräunlichen Cuticula abgeschlossen wird. Nebenstehende Textfig. 8 gibt ein Stück der Wand bei starker Vergrößerung wieder. Einen solchen Komplex findet man auch auf Fig. 3,4 und 3,5 (*Ohw*), nur daß er hier durch eine Trennung am Grunde der Mundhöhle paarig geworden ist. Die einzelnen Stäbe tingieren sich mit Orange G, und ich möchte glauben, daß wir es mit einem Muskel zu tun haben. Vielleicht handelt es sich aber auch um eine Einrichtung, die nur der Festigung und zum Offenhalten der Mundhöhle dient. Die vorher an ihrer Ventralseite offene Mundhöhle schließt sich nun zu einem Dreieck (Fig. 3,5 *Oh*), und zwar wird dieser Verschluß durch fünf Stücke bewerkstelligt. Zwei von diesen sind paarig, von hakenförmiger Gestalt und streifiger oder netziger Struktur. Das fünfte Stück (*x*) stellt eine helle, fast homogene, dreiseitige Platte vor, die median gelegen ist. Sie bricht das Licht und macht einen chitinigen Eindruck. Die in der Mundhöhle befindlichen, stark konturierten Elemente (*ki*) kommen erst bei tiefer Einstellung heraus und gehören zum Kieferapparat des Mastax.

Textfig. 8.
Ein Stück der Mundhöhlenwandung. Stark vergr.

Der Mastax ist ein auf dem Medianschnitt (Taf. XII, Fig. 10 *ma*) asymmetrischer Sack, dessen hinteres Ende (Fig. 1 *ma*) in drei Lappen zerfällt, in einen größeren mittleren und zwei kleinere seitliche. Bevor wir in sein Studium eintreten, will ich bemerken, daß nur die Querschnitte durch seine hinterste Partie (Taf. X, Fig. 3,12—3,14 *ma*) ganz ausgeführt wurden. Die Anordnung seiner Bestandteile nämlich ist vorn so heillos kompliziert und unübersichtlich, daß ich lieber auf die Wiedergabe aller Einzelheiten verzichtet habe. Es wurden dort nur die Hauptmuskelzüge, teilweise nur die des dorsalen Abschnittes, einige interessante histologische Details und die nervösen Elemente berücksichtigt. Die Muskulatur ist überall dunkel gehalten, das Plasma hell, doch bezeichnen die hellen homogenen Töne nicht nur Plasma allein, sondern ein Mischwerk von ihm, von muskulösen und bindegewebigen Fasern und auch Chitinstücken. Von diesen letzteren wurden nur einige wenige eingetragen und schwarz getönt.

Alle Komponenten des Mastax, mit Ausnahme zweier noch zu erwähnender Drüsen, sind in jeder Hinsicht links und rechts symmetrisch vorhanden, natürlich abgesehen von den unpaaren und dann median gelegenen. Seine ausgiebige Eigenbewegung läßt seine Symmetrieebene mit der des ganzen Tieres oft nicht zusammenfallen, was leider auch bei der reproduzierten Serie der Fall ist. Die auf Totalpräparaten (Fig. 1 *ma*) sichtbare Dreiteilung des Mastax ist nicht nur eine rein äußerliche, sondern in seinem Innern überall streng durchgeführt (Taf. X, Fig. 3,6—3,14 und Fig. 4,2 *ma*). Sie äußert sich darin, daß zwei seitliche, von verschiedenartigem Gewebe ganz erfüllte Abschnitte, die dorsal und ventral muskulös miteinander verbunden sind, ein mittleres Lumen (Fig. 3,6—3,8 *ma*) umschließen, das weiter hinten durch verschiedenerlei Gewebe mehr oder weniger vollständig ausgefüllt wird (Fig. 3,10—3,14 und Fig. 4,2 *ma*). Der innere Rand der Seitenstücke und die Peripherie der Lumenausfüllung werden stellenweise von Chitinteilen der Kiefer eingenommen (Fig. 4,2 *ki*). Dieses Chitinstück besitzt zwei Anschwellungen, die Plasma und je einen Kern bergen. Dergleichen kann man öfter beobachten, und es ist wohl sicher, daß das umschlossene Plasma als Matrix des Chitins anzusprechen ist. Betreffs der Anordnung und des Verlaufs der sich manchmal gabelnden Hauptmuskelzüge soll lediglich auf die Abbildungen verwiesen werden. Die Muskeln erscheinen nie ganz homogen, wenn es auch öfters so gezeichnet wurde, sondern lassen immer eine Zusammensetzung aus einzelnen, nicht quergestreiften Fibrillen erkennen.

Am interessantesten ist die dorsale Wand des Mastax (Fig. 3,7 *ma*). Die obere, sich nach median verjüngende Partie der beiden Seitenstücke hat eine ungefähr vogelkopfähnliche Gestalt. Ihre äußere Begrenzung besteht aus einer mäßig dicken Schicht von teils längs, teils tangential getroffenen Muskelfasern, die sich links ohne, rechts mit schärferer Grenze in die periphere Ringmuskelschicht fortsetzen (Fig. 3,8 *ma*).

Das Innere der »Vogelköpfe« wird von einer hübsch wabigen und chromidienhaltigen Plasmamasse eingenommen (Fig. 3,7 *ma*), die auch ventralwärts von Muskulatur umrahmt wird. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse auf Fig. 3,6 (*ma*). Hier befinden sich nahe der Mittellinie noch zwei quergetroffene Muskeln (*m*). Der die linke mit der rechten Seite verbindende Muskel (m_1) ist schon auf Fig. 3,5 (m_1) angeschnitten, ebenso die beiden Vogelköpfe selbst, deren Flächenschnitte einzelne Muskelfasern (*mf*) ergeben.

Unter dem Muskel m_1 (Fig. 3,6) und direkt in der Medianebene befindet sich ein etwas unregelmäßig gestalteter plasmatischer Komplex (*mk*), dessen Peripherie von einer relativ sehr dünnen und in sich geschlossenen Muskelschicht gebildet wird. Das helle Plasma ist unregelmäßig faserig und enthält einige Chromidien. Derselbe Komplex umschließt auf Fig. 3,7 (*mk*) zwei Kerne und wird von zwei kleineren Komplexen (mk_1), deren Plasma mehr wabig beschaffen ist, flankiert. Es handelt sich bei diesen Bildungen um eine Art ein-, selten zweikerniger Muskelkästchen, die an den meisten Stellen zu zweien oder dreien hintereinander gelegen und nicht immer ganz eng auf die Dorsalseite des Mastax lokalisiert sind. Den letzten begegnen wir auf Fig. 3,12 (*mk*). Sie wurden auf allen Schnitten mit *mk* bezeichnet, so daß ich das Weitere wohl dem Leser überlassen kann.

Infolge der schon genannten Eigenbewegung des Mastax dürfen wir nicht erwarten, die Kästchen auf verschiedenen Serien stets an der gleichen Stelle und in gleicher Größe und Zahl anzutreffen. Auf Fig. 4,2 (Taf. X) z. B., deren Gehirn dem von Fig. 3,7 entspricht, verläuft an der Dorsalseite des Mastax (*ma*) ein einheitlicher Muskel, und die Muskelkästchen (*mk*) von Fig. 7, deren Gehirn zwischen dem von Fig. 3,7 und 3,8 steht, weichen in ihrem äußeren Habitus nicht unerheblich von denen der beiden letzteren Bilder ab. Die Verbindung zwischen den Seitenstücken wird auf Fig. 7 durch vier einkernige, ungefähr gleich große, aber in ihrer Form stark differierende Muskelkästchen hergestellt.

Im hinteren Abschnitt des Mastax, und zwar in seinen Seitenteilen, liegen zwei mehrkernige Drüsen (Fig. 1 *mdr*), die, was schon Beauchamp (3, S. CCXXIX) auffiel, stets asymmetrisch ausgebildet sind. Das Merkwürdige daran ist, daß das eine Mal die rechte Drüse (Fig. 1 *mdr*), das andre Mal die linke (Taf. X, Fig. 3,11—3,14 *mdr*) größer sein kann. Sie werden fast ganz von einem muskulösen Mantel umschlossen (Fig. 3,11—3,14 *mdr*), der normalerweise der Drüsenoberfläche überall dicht anliegt. Manchmal quillt ein Teil der Drüsensubstanz beim Schneiden dorsal über das Muskelkleid hinaus (Fig. 3,12 bis 3,14) oder zieht sich von ihm zurück (Fig. 3,11 *mdr*). Die beiden Drüsen besitzen auch eine eigne, feine Membran (Fig. 3,11 und 3,12), die sich also innen an der muskulösen Hülle befindet. Das Drüsengewebe retrahiert sich gerne bis auf einzelne Fäden von seiner Membran (Fig. 3,12) und besteht aus zahlreichen verschieden großen und gestalteten Vacuolen, in deren stark tingierbaren Wänden Chromidien eingelagert sind. Die hellen, ovalen Kerne erreichen eine bedeutende Ausdehnung (etwa 6 μ) und sind durch einen besonders umfangreichen, tief dunklen Nucleolus ausgezeichnet.

Das weitaus wichtigste Organ im Mastax sind die Kiefer, die zur Zerkleinerung der Nahrung dienen. Einen wie sinnreichen Apparat hat doch die unübertreffliche Baumeisterin Natur hier geschaffen, wie klein ist der Raum, den er beansprucht, und wie sicher die Funktion! Verglichen mit seinen Bestandteilen sind die feinsten Details unsrer besten Präzisionsinstrumente nichts andres als grobe, unbehauene Klötze. Minima natura maxima!

Ich will in meiner Darstellung die nicht ganz glücklich gewählten Bezeichnungen Gosses (20, S. 245f) beibehalten und muß sie leider noch um einige vermehren. Betreffs der Form der einzelnen Stücke verweise ich hauptsächlich auf die Abbildungen. Fig. 16 (Taf. XII) stellt die Kiefer bei ventraler, Fig. 17 die wesentlichsten Teile bei seitlicher Ansicht dar. Fig. 18 ist etwas stärker vergrößert und zeigt die geöffneten Kiefer.

Am ventralsten liegt ein unpaares und medianes Stück, das Fulcrum (Fig. 16 *fc*), das mit seinem hinteren etwas verdickten und abgerundeten Ende bis zum Hinterrande des mittleren Mastaxlobus reicht. Von der Seite gesehen (Fig. 17 *fc*) und auf Querschnitten (Taf. X, Fig. 3,12—3,14 *fc*) repräsentiert sich das Fulcrum als eine ungefähr 17 μ breite Platte. In seinem vorderen Drittel gabelt es sich, und die beiden dünnen, gewölbten Gabeläste (Taf. XII, Fig. 16 *f*) sollen aus später zu nennenden Gründen »Funda« oder »Schleuder« heißen. Von der Fläche betrachtet, ist jeder Gabelast vierseitig und zieht sich nach vorn in eine ziemlich massive Spitze aus (Fig. 17 *f*). Mit der Funda aufs engste verschmolzen sind die vorderen Abschnitte zweier größerer, schräg orientierter Stücke, der Rami (Fig. 16 *r*), die also nicht direkt dem Fulcrum aufsitzen, wie es bei allen von Gosse (20) untersuchten Formen der Fall ist. Die Rami verlaufen von vorn und ventral nach hinten und dorsalwärts (Fig. 17 *r*). Sie sind hohl und besitzen eine gebogene Außenseite (Fig. 16 *r*). Ihre vorderen Enden sind mit Zähnen bewaffnet (Fig. 18 *r*), die besonders gut auf Frontalschnitten studiert werden können (Fig. 19). Der rechte Ramus läuft in einen einspitzigen Zahn aus, und dieser paßt in eine Einkerbung des linken Ramus. Ob diese Zähne für sich beweglich sind, konnte nicht festgestellt werden. Sie werden durch die Kontraktion eines Muskels (Fig. 16 *m*), der von dem Hinterende eines jeden Ramus zu den Seitenflächen des Fulcrums verläuft, voneinander entfernt (Fig. 18 *r*), und dabei müssen natürlich auch die Gabeläste (*f*) des Fulcrums (*f*) gespannt werden. Sie wurden deshalb als Funda bezeichnet, weil sie einzig und allein die Funktion haben, beim Nachlassen des Muskelzuges durch ihre Elastizität die Rami gewissermaßen zusammenzuschleudern. Das Schließen der Rami geschieht also auf rein mechanischem Wege.

Als Drehpunkt bei der Hebelbewegung der Rami fungieren zwei »Hakenstücke« (Fig. 16 und 17 *h*), die zwischen Fulcrum bzw. Schleuder und den Rami gelegen sind und sich mit einem hakenartigen Ausläufer auf die letzteren fortsetzen (Fig. 16 *h*). Um einer Kompression der Hakenstücke, die ja ihre Wirksamkeit vereitelte, vorzubeugen, werden sie durch einen, das Fulcrum umspannenden »Chitinring« (Fig. 16 *cr*) gestützt. Durch diesen Ring ziehen vom Fulcrum zur Schleuder zwei federnde »Chitinleisten« (Fig. 16 *l*), die zweifellos dazu angetan sind, einerseits ein Überspannen der Schleuder zu verhindern und anderseits ihr elastisches Vermögen zu erhöhen.

Am dorsalsten befinden sich die beiden Manubria (Fig. 16 u. 17 *mb*), die in den Seitenteilen des Mastax liegen. Jedes Manubrium ist mit einem der Bauchseite sich nähernden Uncus (Fig. 16 und 17 *u*) gelenkig verbunden, der wiederum mit dem entsprechenden Ramus muskulös liiert ist, und zwar derart, daß sich beide Teile unabhängig voneinander bewegen können. Die Unci besitzen je einen sich zu einer Spitze verjüngenden starken Zahn, und ihre Öffnung wird durch zwei Muskeln (Fig. 16 m_1) bewerkstelligt, die von den Manubria entspringen und am Fulcrum inserieren. Die bedeutende Mächtigkeit dieser Muskeln sowohl, wie auch der (*m*) der Rami läßt sich nur aus Querschnitten gut ersehen (Taf. X, Fig. 3.12—3.14 *m* und m_1). Die beiden letzteren Muskeln sind stark zerklüftet (Fig. 3.12 und 3.13 *m*) und setzen sich ventral von denen (m_1) der Manubria an das Fulcrum an (Fig. 14 *m*). Das Schließen der Unci wird nicht durch frei verlaufende Muskeln besorgt, sondern vielmehr, wie Frontalschnitte (Taf. XII, Fig. 20) lehren, durch Kontraktion der Wandmuskulatur, die mit dem Manubrium (*mb*) in enger Beziehung steht.

Das Kaugeschäft spielt sich in folgender Weise ab, wobei die Drehungen der Kiefer um ihre eigne Achse vernachlässigt werden sollen. Im Ruhestadium sind die Zähne der Unci und Rami einander genähert. Nun trennen sich die Unci (Fig. 18 *u*) und treffen im nächsten Moment mit ihren Zähnen wieder zusammen, wodurch die Beute den ersten Biß erhält. Gleich nachdem sich die Zähne berührt haben, biegen sich die Unci ventral von den Rami nach hinten (Fig. 21 *u*) und legen sich ihrer ganzen Länge nach zusammen, was gewissermaßen ein Zerquetschen der Nahrung zur Folge hat. Bis die Unci wieder ihre bißbereite Stellung (Fig. 18 *u*) erreicht haben, haben auch die Rami zwei Bewegungen ausgeführt. Sie haben sich geöffnet (Fig. 18 *r*) und gleich darauf mit Hilfe der Funda (*f*) mechanisch geschlossen. Das Beuteobjekt ist also zum dritten Male bearbeitet worden.

Die bisherige Darstellung sprach nur von einem Nacheinanderfunktionieren der Rami und Unci, doch kann beider Öffnung und Schluß auch synchron sein, so daß ein Bild, wie Fig. 18 es zeigt, entsteht. Nach dem Schließen können sich die Unci wie vorher zurückbiegen (Fig. 21 *u*), oder dieser Akt kann auch unterbleiben, wie überhaupt das Tier die Folge seiner Kieferbewegungen in der mannigfachsten Weise variieren kann. Dadurch ziehen abwechslungsreiche Bilder an dem Auge des Beschauers vorüber, die von dem ewigen Einerlei einer laufenden Maschine himmelweit verschieden sind. Es handelt sich keineswegs um eine bloße Reflexbewegung, man wird sich vielmehr bewußt, einen hochorganisierten Apparat vor sich zu haben, dessen einzelne Teile in ihrer Funktion in hohem Maße von dem Willen des Tieres abhängen.

Die Kauer werden im Gegensatz zu *Callidina* (47, S. 3) nicht gleich in ihrer vollen und bleibenden Ausdehnung angelegt, sondern vermögen zu wachsen, womit aber nicht gesagt sein soll, daß einer bestimmten Körpergröße immer bestimmt große Kiefer entsprechen. Die eines ausgewachsenen Tieres haben durchschnittlich folgende Längenmaße: Manubrium 40 μ, Uncus 30 μ, Ramus 40 μ, Fulcrum 45 μ, Funda 25 μ und Hakenstück 18 μ. Abgesehen von ihrer Gesamtgröße war niemals auch nur eine Spur von Variation an den Kiefern festzustellen, so daß unsre Art allein an den Kiefern wiederzuerkennen ist. Denn ich glaube nicht, daß zwei gute Species mit völlig übereinstimmenden Kauern existieren. Aus der Literatur geht zwar hervor, daß die Anzahl der Zähne, die doch a priori als hervorragendes Charakteristikum geradezu prädestiniert zu sein scheint, leider manchmal Schwankungen unterworfen ist. Aber doch wird stets ein Vergleich der Kiefer bei der

Speciesbestimmung unschätzbare Dienste leisten, und deshalb können gute Abbildungen davon nicht oft und laut genug gewünscht werden.

Die komplizierte Funktion der Kiefer setzt natürlich eine intensive Versorgung des Mastax mit Nervenzellen, deren Plasmastruktur auf den Zeichnungen ignoriert wurde, voraus, und man kann es wohl verstehen, daß es sogar zur Bildung eines größeren Ganglions gekommen ist. Dieses Ganglion liegt im hinteren dorsalen Abschnitt des Mastax (Taf. X, Fig. 3,11—3,13 *gm*) und besteht aus einer größeren Anzahl von Zellen, die auf wohlgelungenen Schnitten streng bilateral-symmetrisch angeordnet sind und mit ganz wenigen Ausnahmen dem Typus b der Gehirnzellen angehören. Diese Ausnahmen beschränken sich auf fünf, den Typus d vertretende Zellen bzw. Kerne (Fig. 3,11 *gm*) und zwei bis drei Zellen, die eine vermittelnde Stellung zwischen Typus a und b einnehmen. Von der Dorsalseite jeder Zelle der oberen Reihe gehen eine oder zwei, selten mehr Fasern ab (Fig. 3,12 und 3,13 *gm*), die einen, wie es scheint, leeren Raum durchziehen und sich teilweise bis in den diesen Hohlraum begrenzenden Muskel hinein verfolgen lassen (Fig. 3,12 *gm*). Jene Fasern kann man nur als Nerven deuten, und sie haben zweifellos die Aufgabe, eine Verbindung zwischen dem Mastaxganglion und dem Gehirn herzustellen, sei es nun auf direktem Wege, sei es durch Zwischenschaltung periencephalischer Ganglienzellen. Ich möchte mich für letzteren Modus entscheiden, den ich auch einmal unmittelbar beobachten konnte (Taf. XII, Fig. 22*d*). Allerdings handelt es sich dabei nicht um einen Konnex mit dem Ganglion des Mastax, sondern mit der vorderen Partie des letzteren. Eine Ganglienzelle, die mittels einer andern mit dem Cerebrum zusammenhängt, zieht sich in einen langen Fortsatz aus, der die muskulöse Wand des Mastax (*ma*) durchbricht und bis zu einem undeutlichen Kern wahrzunehmen ist. Reste des Ganglions (*gm*) sind auch noch auf Fig. 3,14 (Taf. X) vorhanden, doch gehören die beiden mittleren, mit einem Nucleolus versehenen Kerne nicht mehr dazu. Sie liegen bedeutend tiefer und stellen sehr wahrscheinlich Drüsenkerne vor.

Das Ganglion umfaßt nur einen Teil der im Mastax gelegenen Nervenzellen. Diese sind vielmehr über seine ganze Ausdehnung verbreitet und stehen manchmal in direkter Verbindung mit dem Ganglion, wie z. B. die Zellen Nr. 1 von Fig. 3,14 (*ma*). Es sind zwei große bipolare Zellen, von denen besonders die linke durch ihre elegante Form auffällt. Außer ihnen zählt man noch vier helle und zwei dunkle nicht im Ganglion eingeschlossene Nervenzellen bzw. -Kerne. Fig. 3,13 weist zwei und Fig. 3,12 fünf helle Ganglienzellen auf, letztere außerdem noch einen dunklen Ganglienkern am ventralen Ende des Fulcrums (*fc*). Die nervösen Elemente der übrigen Schnitte wurden nicht alle eingetragen. Die Repräsentanten des Typus d (Fig. 3,8 und 3,6) sind ja ohne weiteres zu erkennen, und die paar hellen Ganglienzellen (Fig. 3,6 und 4,2) wurden mit *Gz* bezeichnet.

Entsprechend der Lage der Zähne wird die aufgenommene Beute ganz vorn im Mastax zerkleinert und hat nun einen scharf vorgeschriebenen Weg zu passieren. Sie gelangt in einen dorsalen, etwas geknickten, schmalen Kanal, der von Muskulatur begrenzt und stark erweiterungsfähig ist. Seine ventrale Begrenzung wird von der Ausfüllung des mittleren Mastaxlumens (Taf. XII, Fig. 10 *ma*), seine dorsale im wesentlichen von den Muskelkästchen (*mk*) gebildet, an die sich nach vorn die Mundhöhlenwand (*Ohw*) anschließt. Nach hinten setzt sich der Kanal in einen langen und cilienlosen Oesophagus (*Oe*) fort, der also nicht etwa am Hinterende des Mastax entspringt, sondern ungefähr in seiner Mitte. Zum erstenmal auf Querschnitten treffen wir den Oesophagus auf Fig. 3,11 (Taf. X, *Oe*). In seiner nächsten Nähe finden sich drei helle Ganglienzellen, bestimmt die gleichen, die schon auf Fig. 3,10 sichtbar werden. Vielleicht haben sie eine Verbindung mit dem Mastaxganglion herzustellen. Die Speiseröhre, deren Wand teilweise gefältelt ist, erscheint von ihrer Umgebung noch nicht losgelöst, sondern steht in innigem Kontakt mit der dorsalen Wand des Mastax. Was die beiden etwas vacuolären und miteinander zusammenhängenden Balken links und rechts vom Oesophagus (Fig. 3,12 *Oe*) zu bedeuten haben, ist mir nicht klar geworden. An ihren Enden liegt je eine Zelle, die am meisten nervösen Elementen ähnelt.

Der vorher mehr ovale Umriß hat auf Fig. 3,13 und 3,14 (*Oe*) einer Spindelform Platz gemacht, und auf letzterem Bild liegt die mit Detritus angefüllte Speiseröhre völlig frei. Die beiden ventral von ihr befindlichen Zellen liegen höher und sind aufs engste mit dem Mastax verwachsen, ja Längsschnitte machen es sogar wahrscheinlich, daß sie nicht außerhalb des Mastax, sondern noch innerhalb von ihm gelegen sind. Keinesfalls stehen sie in einem Konnex mit dem Oesophagus. Über ihren Charakter weiß ich nichts Bestimmtes anzugeben, doch ist ihre nervöse Natur nicht ausgeschlossen. Der nächste Schnitt (Fig. 3,15 *Oe*) geht durch eine Windung des Oesophagus, der deshalb mehr flächenhaft getroffen ist, aber schon der folgende (Fig. 3,16 *Oe*) läßt wieder ein deutliches Lumen erkennen. An der rechten Ecke der Speiseröhre liegt eine kleine, nicht sehr deutliche Zelle, deren Kern auch noch auf Fig. 3,17 (*Oe*) bei hoher Einstellung wahrgenommen werden kann.

Einen Einblick in die Struktur der Oesophaguswand gewährt Fig. 5 (Taf. X), die ein Stück der Speiseröhre einer andern Serie bei Apochromatimmersion darstellt. Das fast homogene, nicht helle Plasma bildet ein Syncytium und springt kuppenartig gegen die Leibeshöhle vor. In jedem der Höcker befindet sich ein kleiner dunkler Kern von ovaler Form. Die Innenseite der Wand ist mit einer derben Cuticula bekleidet, die geeignet ist, Verletzungen beim Nahrungstransport zu verhindern. Das Vorhandensein einer ösophagealen Muskulatur kann nicht zweifelhaft sein; wenn ich auch öfters eine contractile Schicht zu sehen glaubte, so konnte ich mich doch nie einwandfrei von ihrer Existenz überzeugen.

Die schnittweise Wiedergabe der ganzen Speiseröhre soll vorzüglich das eine klar vor Augen führen, daß wohl in der Umgebung des Oesophagus eine Anzahl Zellen vorkommen, von denen die meisten sicherlich nervös sind, daß aber von einem Ganglion suboesophageale absolut keine Rede sein kann. Ganz analog liegen die Verhältnisse bei *Hydatina senta* Ebg., *Notommata aurita* Ebg. und *Euchlanis dilatata* Ldg., die eingehend auf diesen Punkt hin geprüft wurden.

Bekanntlich hat Zelinka zuerst bei *Discopus* (46, S. 384) und dann auch bei allen daraufhin untersuchten Callidinen (47, S. 15) ein Unterschlundganglion gefunden. Später berichtete Hlava (23, S. 299) von einem solchen Gebilde bei *Conochiloides natans*, und schließlich muß noch Clara Hamburger (21, S. 630) genannt werden, der es beim Männchen von *Lacinularia socialis* manchmal sehr wahrscheinlich schien, »daß vom Gehirn ventralwärts ein Nervenring entspringt, der zwei Nerven zum Hoden sendet«. Eine gangliöse Anschwellung auf der Ventralseite konnte die Autorin nicht beobachten.

Zelinkas (47, S. 148) Ansicht, das Ganglion suboesophageale möchte bei den Rotatorien allgemein verbreitet sein, ist also nach meinen Untersuchungen irrig, und desgleichen ist auch seine Vermutung über den Verlauf der die lateralen Taster versorgenden Nerven zurückzuweisen. Zelinka hält es nämlich nicht für unwahrscheinlich, daß diese Nerven vom Ganglion suboesophageale abgehen. Er beruft sich darauf, daß der eigentliche Ursprung jener Stränge noch unbekannt sei und zitiert Plate (34, S. 94), der ihre direkte Verbindung mit dem Gehirn negiert. Ich habe ja schon in einem andern Kapitel Gelegenheit gehabt, Beispiele aus der neueren Literatur anzuführen, die die Unhaltbarkeit der Plateschen und infolgedessen auch Zelinkaschen Auffassung beweisen. Bei *Conochiloides* z. B. soll nach Hlava ein Unterschlundganglion vorhanden sein, und doch stehen die Nerven der ventralen (= lateralen) Taster in direkter Verbindung mit dem Cerebrum.

Der Oesophagus führt in den Magen, an dessen vorderem Abschnitt sich links und rechts je eine ovale Magendrüse (*Mdr*) befindet. Diese Drüsen sind hinsichtlich ihrer Struktur denen des Mastax sehr ähnlich. Sie werden von einer feinen Membran umgeben und besitzen im Leben einen körnigen Inhalt. Auf Schnitten dokumentiert sich das Gewebe als typische, kleinvacuoläre Drüsensubstanz mit stark färbbaren und von Chromidien durchsetzten Wänden. Die hellen Kerne sind recht groß und bergen einen sehr ansehnlichen Nucleolus. Wenn auch die Mündung der Drüsen nicht gesehen wurde, so unterliegt es doch keinem Zweifel, daß ihr Secret in das Magenlumen abgeführt wird.

Der Magen (Fig. 1 *Ma*) ist ein umfangreicher spindelförmiger Sack mit großen dicken und einkernigen Zellen. Die seines vorderen Randes haben nach Beauchamp (3, S. CCXXX) die Neigung, sich von ihrer Umgebung loszulösen und sollen am Oesophagus inserieren. Dieses Verhalten soll dem entsprechen, was Bergendal (8, S. 92) bei *Eosphora* cf. *najas* beobachtet hat. Mir ist es offen gestanden unklar geblieben, welche Gebilde der französische Autor gesehen haben mag, es müßte denn sein, daß es sich um die in der Nähe des Oesophagus gelegenen Ganglienzellen handelte.

Der Magen ist auf dem Querschnitt (Taf. XII, Fig. 25) fast kreisrund, kann aber auch durch den sich ausdehnenden Dotterstock stark dorsoventral komprimiert werden. Die Zellen können die auffallende Größe von 40 : 35 μ erreichen und sind weder innen noch außen gleichmäßig abgesetzt. Sie umschließen ein Lumen, das hier nur recht klein erscheint, aber sehr erweiterungsfähig ist. Die in den Hohlraum vorspringenden Cilien und der Detritus wurden vernachlässigt. Histologisch zeigen die Zellen nicht viel Interessantes. Das spärliche Plasma (s. ventrale Partie) durchzieht sie in feinen, zarten Strängen, so daß ein grobmaschiges Netzwerk entsteht. Die hellen, etwa 7 μ großen Kerne berühren stets die periphere Zellgrenze und nehmen meist ihre Mitte ein. Sie besitzen eine scharfe Umgrenzung, die, wie man sich häufig überzeugen kann, durch eng gelagerte Chromatinkörnchen zustande kommt, und enthalten, entsprechend allen andern Drüsenkernen, einen großen Nucleolus. Die beträchtliche Beweglichkeit des Magens verlangt eine gut ausgebildete Muskulatur, die aber nur sehr schwer nachweisbar ist. Auf Sagittal- und Frontalschnitten glaubte ich öfters das Lumen auskleidende Fibrillen wahrnehmen zu können.

Die in fast allen Teilen des Rädertierorganismus so scharf ausgeprägte bilaterale Symmetrie tritt uns in sehr hübscher Weise auch am Magen entgegen. Er ist nicht nur als Ganzes genommen symmetrisch, sondern auch die einzelnen Zellen entsprechen sich in Form, Lage und Größe und sind sogar, was hier nur gestreift werden soll, konstant. Bei der bedeutenden Verschiebbarkeit des Magens ist es natürlich ein großer Glückszufall, ihn so zu treffen, daß absolut spiegelbildlich gleiche Hälften entstehen. Ich möchte aber meinen, daß das, was hier geboten werden kann, genügende Beweiskraft besitzt.

Der wiedergegebene Schnitt (Taf. XII, Fig. 25) setzt sich aus acht Zellen zusammen — selbstverständlich ist die Zellzahl in den verschiedenen Regionen des Magens verschieden —, von denen zwei unpaar sind. Die eine (*a*) befindet sich in der dorsalen, die andre (*α*) in der ventralen Medianebene. Ersterer sind zwei umfangreiche Zellen (b und *β*) angelagert, an die sich zwei schmälere (*c* und *γ*) anschließen. Zwischen diesen und der bauchständigen Zelle liegen die beiden größten Elemente (*d* und *δ*).

In den Magenzellen findet man eigentümliche; über die Zellen *a*, *b* und *β* schematisch verteilte Einschlüsse (s. auch Fig. 1 *Ma*), von denen wir ihrer Struktur nach zwei verschiedene Typen unterscheiden können.

Der erste Typus umfaßt auf Schnitten homogene, rundliche Scheiben (Zelle *b*) von 1—5 *μ* Durchmesser, wobei die die beiden Extreme verbindenden Zwischenglieder leicht aufzufinden sind. Ihr Verhalten zu den Farbstoffen, zu denen sie eine große Affinität zeigen, ist verschieden. Während bei Doppelfärbungen mit Hämatoxylin-Orange G die einen den rein gelben Ton annehmen, imprägnieren sich andre stark mit Hämatoxylin, doch werden in vielen Fällen diese reinen Reaktionen durch Mischfarben ersetzt.

Der zweite Typus besteht ebenfalls aus runden oder mehr ovalen Gebilden (Zelle *a*) mit einem ungefähren Durchmesser von 3—8 *μ*. Ihre durchschnittliche Größe übertrifft also die der erstgenannten um einiges. Sie erweisen sich als Komplexe mit bläulichgrauer, heller und homogener Grundsubstanz, in der zahlreiche, sehr stark hervortretende, tief blau gefärbte Körnchen — aus technischen Rücksichten wurden sie schwarz gezeichnet — eingebettet liegen. Diese Granula sind sogar innerhalb derselben Gruppe nicht immer gleich groß, auch ist ihr Abstand voneinander verschieden weit.

Hinsichtlich des Auftretens beider Arten von Einschlüssen sind alle nur denkbaren Möglichkeiten vorhanden. Die einen Tiere lassen so gut wie nichts von ihnen erkennen, während die Magenzellen andrer damit förmlich vollgepfropft sind. Auch ihre Verteilung in demselben Exemplar braucht keine gleichmäßige zu sein. Man kann öfters beobachten, daß eine oder die andre Zelle besonders reich mit Einschlüssen ausgestattet ist, aber keinesfalls ist ihr Vorkommen an bestimmte Zellen gebunden. Beiderlei Typen können in einer Zelle vereinigt sein, und zwar in den verschiedenartigsten Mischungsverhältnissen und Größen, oder die eine Zelle birgt nur homogene, die andre nur granulierte Gebilde. Gelegentlich stößt man auf Tiere, deren Darm nur eine Art von Einschlüssen enthält, aber immer kommen die blau und gelb gefärbten homogenen Scheiben vergesellschaftet vor. Wenn auch die blauen im allgemeinen etwas umfangreicher sind, so scheint es mir doch höchst wahrscheinlich, daß die verschiedene Färbung nur ein Zufall ist, daß die (an Zahl vorherrschenden) blauen Komplexe in ihrer Natur identisch sind mit den gelben. Hierfür spricht auch ihr Verhalten einer einfachen Tinktion gegenüber, auf die sie in gleicher Weise reagieren.

Desgleichen muß die Selbständigkeit der punktierten Scheiben (Zelle *a*) Zweifeln begegnen. Man trifft nämlich blaue und gelbe Kugeln, die nicht mehr ganz homogen, sondern fein und dicht granuliert erscheinen. Ganz zwanglos reihen sich an dieses Stadium Zustände deutlicherer Körnelung, die wiederum zu den relativ grobpunktierten Einschlüssen (Zelle *a*) hinüberführen. Diese nun erleiden in unverkennbarer Weise Veränderungen, sie zerfallen und werden eingeschmolzen. Die Einschmelzung dokumentiert sich dermaßen, daß die vorher scharf umschriebenen Elemente zackig werden (Zelle β). Die Deformation wird mit der weiter schreitenden Einschmelzung immer stärker und der Komplex kleiner und kleiner. Ein Zerfall kommt dadurch zustande, daß die verbindende Grundsubstanz gelöst wird, so daß die Granula in einem mehr oder weniger regellosen Haufen zusammenliegen (Zelle β), um dann erst eingeschmolzen zu werden. In den meisten Fällen scheinen jedoch Zerfall und Einschmelzung nebeneinander herzugehen, derart, daß an verschiedenen Punkten der Peripherie zuerst die Zwischensubstanz und dann die Körnchen selbst gelöst werden.

Aus dem Gesagten ist zu entnehmen, daß höchstwahrscheinlich all die beschriebenen Einschlüsse der Magenzellen in einem genetischen Zusammenhange miteinander stehen, doch lassen sich hinsichtlich ihrer eigentlichen Natur leider nur Vermutungen äußern.

Die Möglichkeit, daß die fraglichen Elemente parasitärer Natur seien, daß etwa die homogenen Körper den vegetativen Zustand, die Körnergruppen dagegen Stadien der Schizogonie darstellen, ist wohl aus dem Grunde auszuschließen, weil der Nachweis von Kernen innerhalb der Einschlüsse nie gelingt.

So bleibt nur übrig, sie entweder als Drüsensecrete oder als Assimilationszustände der aufgenommenen Nahrung anzusehen. In beiden Fällen wären also die grobgranulierten Komplexe, bzw. die aus ihrem Zerfall resultierenden unverbundenen Granula, das letzte sichtbare Produkt des Umwandlungsprozesses. Ich möchte mehr die zweite Auffassung befürworten, zu deren Gunsten sich auch geltend machen läßt, daß die homogenen Einschlüsse ganz besonders massenhaft in den Zellen solcher Tiere sich finden, deren Mägen stark mit Nahrung angefüllt sind.

Eine sichere Entscheidung in dieser rein physiologischen Frage muß dem künftigen Experiment vorbehalten bleiben, das ungefähr in folgender Weise angestellt werden könnte. Man müßte erstens einmal Tiere vor dem Schneiden einer ausgedehnten Hungerkur unterwerfen, diese Prozedur dadurch ergänzen und kontrollieren, daß man ausgehungerte Exemplare, die dann ebenfalls zu Schnitten verarbeitet würden, etwa mit Karminpartikelchen fütterte. Der Erfolg dieses letzten Versuches, der klarlegen soll, ob die Einschlüsse Secrete sind, hängt von der allerdings schwankenden Voraussetzung ab, daß die Magenzellen auf Karminteilchen ebenso reagieren, wie auf die eigentliche Beute.

Gast (16, S. 197) sah die Magenzellen von *Apsilus* »mehr oder weniger stark durchsetzt von kugeligen Körnchen (durchschnittlich 0,006 mm im Durchmesser), die . . . in Totalpräparaten und Schnitten durch ihre starke Färbbarkeit auffallen«. Auch noch viele andre Autoren erwähnen zumeist unter der Bezeichnung als Fett- oder Öltröpfchen Inhaltskörper der Magenzellen. Die im Darm von *Callidina* befindlichen können denen von *Eosphora* nicht analog sein, da sie ja, wie Zelinka (45, S. 466) berichtet, »durch Alkohol verschwinden«.

An den Magen setzt sich ein kürzerer oder längerer, an der Dorsalseite sich öffnender Enddarm (Fig. 1 *Re*) an, der durch Einmündung des Eileiters und Excretionsorgans zur Cloake wird. Seine Wände sind dünn und unbewimpert. Die Entfernung der feinkörnigen Faeces erfolgt ruckweise.

Kurze Zusammenfassung des Wesentlichsten.

Der **Mastax** ist ein symmetrischer, dreiteiliger, in großer Ausdehnung von Gewebsmassen erfüllter Sack, dessen Dorsalseite zum Teil von ein- oder zweikernigen **Muskelkästchen** gebildet wird. In seiner hinteren Partie befinden sich zwei ungleich große, mehrkernige **Drüsen**. Er ist mit Ganglienzellen, die sich an einer Stelle zu einem **Ganglion** vereinigt haben, reich versorgt.

Die **Kiefer** haben einen hohen Grad der Ausbildung erlangt. Die **Unci** sind einzahnig. Die ebenfalls mit Zähnen versehenen **Rami** sitzen nicht dem **Fulcrum** auf, sondern sind mit zwei Gabelästen des letzteren, der **Funda**, eng verwachsen, die vermittels ihrer Elastizität die Rami mechanisch schließt. Als Drehpunkt für die Rami fungieren zwei **Hakenstücke**. Die Aufeinanderfolge der einzelnen **Kieferbewegungen** ist keinem Schema unterworfen, sondern kann variieren. Die zerkleinerte Nahrung hat einen eng umschriebenen Weg zu passieren.

Der **Oesophagus** ist ein langer dünnwandiger Schlauch, der hinter der Mitte des Mastax entspringt und der Cilien entbehrt. Ein **Ganglion suboesophageale** ist nicht vorhanden.

Die **Magenwand** besteht aus sehr großen, dicken Zellen, die in Form und Größe **bilateral-symmetrisch** angeordnet und **konstant** sind. Die Zellen besitzen drüsigen Charakter und enthalten **Einschlüsse**, die wahrscheinlich als aufgenommene Nährstoffe anzusehen sind. Der Magen ist der einzige Abschnitt des Verdauungskanals, dessen Lumen mit Wimpern ausgekleidet ist.

X. Muskelsystem.

Unsre so ungemein bewegliche Species ist im Besitz einer wohlentwickelten Muskulatur, welche Fig. 2 (Taf. IX) in Seitenansicht darstellt. Die histologischen Details wurden in dieser Zeichnung nicht berücksichtigt, weil sie weit besser Schnitten entnommen werden können. Auch die Mächtigkeit der Muskeln geht nicht immer genau aus Totalpräparaten hervor, und deshalb soll bei Nennung der einzelnen Stränge gleich auf ihre Querschnitte verwiesen werden, soweit letztere überhaupt in die Figuren eingetragen wurden. Alle Muskeln sind paarig, von den ringförmigen selbstverständlich abgesehen.

Nach dem Vorbilde ZELINKAS (45, S. 422) unterscheidet man **Haut- und Leibeshöhlenmuskeln.**

Hautmuskeln. Diese zerfallen je nach ihrem Verlauf in Ring- und in Längsmuskeln. Erstere umschließen den Körper reifenartig, während die letzteren mit der Hauptachse des Tieres mehr oder weniger parallel verlaufen.

Die Ringmuskeln sind ganz geschlossen und in Fünfzahl vorhanden. Der vorderste (Fig. 2; Taf. XI, Fig. 8,2 und 8,3 *rm*) ist am stärksten. Es handelt sich um ein etwa 22 μ breites und bis 3 μ dickes Band, das kurz vor dem Rückentaster gelegen ist.

Ein andrer Ringmuskel (Fig. 2, 8,2 und 8,3 rm_1) verläuft in der Höhe der Magendrüsen. Er ist etwas schwächer (etwa 16 : 3 μ) und zeigt, ebenso wie der vorher genannte, im konservierten Zustande öfters Einschnürungen. Dieses Phänomen ist dadurch zu erklären, daß die nicht an der Hypodermis befestigten Muskelabschnitte etwas geschrumpft sind.

In ungefähr gleichen Abständen folgen sich nun drei dünne Muskeln (Fig. 2 rm_2, rm_3 und rm_4) mit einem Durchmesser von 2,5 μ.

Von längsverlaufenden Hautmuskeln sind nur zwei Paar festzustellen.

Das eine (Fig. 2 hlm_1) entspringt ventral ungefähr in der Mitte zwischen den Ringmuskeln rm_3 und rm_4, wendet sich dann schräg nach hinten und dorsalwärts und inseriert direkt oberhalb des Fußes mit drei Ästen.

Das zweite Paar konnte ich nur auf Schnitten beobachten (Taf. X, Fig. 3,6—3,9 und Fig. 4,2 *hlm*). Es sind unscheinbare, der Hypodermis meist ganz dicht angeschmiegte Muskeln, die nur dadurch interessant werden, daß sie den ersten Ringmuskel (Fig. 2 *rm*) an seiner Außenseite kreuzen, während alle übrigen Längsmuskeln an der Innenseite der Ringmuskeln passieren. Meines Wissens war bisher noch kein derartiges Verhalten bekannt, denn GAST (16, S. 180) zweifelt mit Recht daran, ob die Muskeln rm_{10} seiner Species wirklich zu den Quermuskeln gezählt werden dürfen. Über Ursprung und Insertion der genannten Stränge vermag ich nichts Näheres anzugeben.

Leibeshöhlenmuskeln. Davon sind drei Paar besonders kräftig entwickelt, nämlich ein dorsomedianes, ein dorsolaterales und ein ventrales Paar.

Das erste (Fig. 2 und 3,2—3,5; Taf. X, Fig. 3,6—3,12 und 3,14 lm_2) inseriert mit einigen Ästen ungefähr in der Mitte des Räderorgans (Fig. 3,2 lm_2) und begleitet das Gehirn, ihm an seiner Ventralseite dicht anliegend (Fig. 3,5—3,9 lm_2). In seinem weiteren Verlauf unterlagert es den retrocerebralen Apparat (Fig. 3,10—3,12 lm_2) und wendet sich dann dorsalwärts (Fig. 2 lm_2), um sich kurz hinter dem Ringmuskel rm_4 an der Haut festzusetzen.

Unter allen Längsmuskeln sind die beiden dorsolateralen (Fig. 2 und 3,5; Taf. X, Fig. 3,6, 3,7, 3,10, 3,11, 3,13 und 3,14 lm_3) am stärksten ausgebildet. Sie ziehen von der Matrix des Räderorgans (Fig. 3,5 lm_3) hinter den Ringmuskel rm_3 (Fig. 2), wo sie an der Cuticula entspringen.

Beide Muskelpaare dienen nur zur Retraktion des Räderapparates, wogegen die zwei ventralen Muskeln (Fig. 2 und Taf. X, Fig. 3,11 bis 3,14 lm_4) außerdem noch die Funktion haben, den Fuß zurückzuziehen. Sie verlaufen von der Mundgegend bis zum Ansatz der Zehen und bewahren in ihrem vorderen Abschnitt nur einen ganz geringen Abstand von der Hypodermis, ohne aber mit ihr in Verbindung zu treten.

Etwas lateral von diesen befindet sich ein weiteres, etwa 4 μ dickes Muskelpaar (Fig. 2 lm_5), das ebenfalls einen Konnex zwischen dem Kopf und dem Fuß herstellt.

Letzterer wird von noch einem Muskelpaar (Fig. 2 lm_6) durchsetzt, und zwar auf seiner Dorsalseite. Es entspringt hinter dem Ringmuskel rm_4 und hat einen ungefähren Durchmesser von 3,5 μ.

Die beiden letzten größeren, etwa 4 μ dicken Muskeln (Fig. 2 lm_7) liegen zwischen den Muskeln lm_5 und lm_3. Sie inserieren mit zwei deutlichen Gabelästen an der vorderen Region, die sie einziehen, und enden in der Höhe der lateralen Taster (*lT*).

Der Verlauf der schwachen, 2—3 μ dicken Muskeln (Fig. 2 und Taf. X, Fig. 3,6—3,9 lm_8, lm_9 und lm_{10}) wurde auf dem Totalbild, um öftere Kreuzungen zu vermeiden, etwas schematisiert. Sie verbinden sich dorsal mit der Matrix des Räderorgans, allerdings läßt unsre Querschnittserie nur den Ansatz der Muskeln lm_8, welche dabei unverhältnismäßig stark anschwellen, und lm_9 zweifelsfrei erkennen (Fig. 3,4 und 3,5 lm_8 und lm_9). Letztere gehen zum Rückentaster (Fig. 2 und Taf. XII, Fig. 15,1 lm_9), lm_8 und lm_{10} ziehen zur Haut und setzen sich hinter bzw. vor dem Ringmuskel rm_1 an ihr fest.

Im ganzen wurden also zehn Paar Leibeshöhlen- und zwei Paar Hautmuskeln, zu denen auch die fünf Ringmuskeln gehören, beschrieben, doch will ich mir nicht anmaßen, damit das Muskelsystem erschöpfend dargestellt zu haben.

Von den über das Räderorgan zerstreuten und dunkel gehaltenen muskulösen Elementen (Fig. 3,1—3,5), die eine Zugehörigkeit zu einem der Retractoren nicht erkennen lassen, soll keine weitere Notiz genommen werden. Nur vier Stränge (Fig. 3,2 *m*) möchte ich besonders hervorheben, weil sie die Matrix des Räderapparates durchbrechen und teils bis an seine äußerste Peripherie zu verfolgen sind.

Histologie. Der von ZELINKA (45, S. 426; 46, S. 377 und 47, S. 19) und andern für die von ihnen untersuchten Arten behauptete fundamentale Unterschied im histologischen Bau der Haut- und Leibeshöhlenmuskulatur ist jedenfalls bei *Eosphora* nicht vorhanden. Deshalb wäre es verfehlt, beide Muskelgruppen hinsichtlich ihrer feineren Struktur getrennt voneinander zu behandeln.

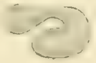
Wenn wir als Kriterium die Lagebeziehung der contractilen Substanz zum Sarcoplasma berücksichtigen, so erhalten wir folgende drei Gruppen, die mit einer zweifelhaften Ausnahme sowohl Haut- als Leibeshöhlenmuskeln umschließen:

1) Muskeln mit peripherer Anordnung der contractilen Substanz und axialem Sarcoplasma,
2) Muskeln mit einseitig angelagertem Sarcoplasma und
3) Muskeln ohne deutlich nachweisbares Sarcoplasma.

Zu der ersten Gruppe gehören die Leibeshöhlenmuskeln lm_8, lm_9 und lm_{10}. Auf Querschnitten (Taf. X, Fig. 3,8 lm_8 und lm_{10}) kann man ganz deutlich eine helle plasmatische Achse und die sie umgebende dunklere und homogene contractile Zone beobachten. Das Plasma enthält fast stets einige dunkle Körnchen, die wahrscheinlich Chromidien vorstellen und vielleicht den nie zur Anschauung gekommenen Kern vertreten. Die Muskeln lm_9 dieser Serie wurden meist etwas flächenhaft getroffen, doch ist an dem linken Querschnitt lm_9 von Fig. 3,9 ihre Zugehörigkeit zu diesem Typus immerhin noch zu erkennen.

Muskeln mit einseitiger Plasmaanlagerung sind am zahlreichsten vertreten und umfassen sowohl Haut- als Leibeshöhlenmuskeln. Von letzteren sind die drei starken Retractoren lm_2, lm_3 und lm_4 (Fig. 2) besonders interessant.

Führt man einen Querschnitt durch die Muskeln lm_2 (Taf. X, Fig. 3,14), so resultiert nicht etwa eine kompakte, einheitliche Muskelmasse, sondern die contractile Substanz ist gefaltet und gebogen, was natürlich zur Oberflächenvergrößerung dient. Die umstehende stark vergrößerte Textfig. 9 soll dies ganz deutlich zeigen. Das maschige, feingranuläre Plasma liegt auf der Dorsalseite des Muskels, muß aber die Faltungen mitmachen. Dadurch entsteht der Eindruck, als ob das Plasma stellenweise nicht nur einseitig, sondern doppelseitig Muskelsubstanz abgesondert hätte. Das ist aber sicher nicht der Fall. Vielmehr ist anzunehmen, daß ursprünglich in den Falten zwei getrennte Plasmaschichten vorhanden waren, die sekundär miteinander verschmolzen. Die Form dieser Muskeln bleibt sich nicht in ihrem ganzen Verlaufe gleich. Weiter hinten wird die Faltung geringer (Taf. XII, Fig. 24*a*); denkt man sich diesen Querschnitt eben ausgebreitet, so hat er eine ungefähre Ausdehnung von $20\,\mu$. Das Plasma ist viel mächtiger als vorher und umschließt einen relativ kleinen Kern. Die quergeschnittene contractile Schicht erscheint immer homogen, dagegen läßt sie auf Längsschnitten (Taf. XII, Fig. 12 lm_2) einen dicht fibrillären Bau erkennen. Die Beschaffenheit des Plasmas ist hier etwas abweichend. Zwar ist seine netzige Struktur sehr hübsch ausgeprägt, aber es enthält drei größere Kugeln und zahlreiche kleine Granula, die alle in ihrem färberischen Verhalten mit der contractilen Substanz in hohem Maße übereinstimmen, d. h. sie tingieren sich mit Orange G gelbbraun. Die Plasmazone wird nach vorn desto dünner, je enger sich der Muskel dem Gehirn (*Ce*) anschmiegt, und an dieser Stelle möchte ich einen Fehler rektifizieren, in den ich verfallen bin. In die Fig. 3,5—3,9 wurden die Muskeln lm_2 so eingetragen, als ob das Plasma auch dorsal von einer Muskelschicht umschlossen würde. Das hat sich bei einer nochmaligen Prüfung als unzutreffend erwiesen, und überall konnten die oben geschilderten Beziehungen festgestellt werden.



Textfig. 9.
Dorso-medianer Retractor.
Stark vergr.

Auch die beiden dorsolateralen Retractoren (Fig. 2 lm_3) suchen durch Umschlagen der Enden und Knickungen (Taf. X, Fig. 3,11 lm_3), verbunden mit warzenartigen Ausstülpungen (Fig. 3,14 lm_3), ihre Oberfläche zu vergrößern. Die contractile Schicht sieht wieder vollkommen homogen aus, ist aber, wie vorher, in Wirklichkeit fein fibrillär. Das Plasma liegt an ihrer Außenseite, der Körperwand zugekehrt, und enthält öfters chromidiale Elemente (Fig. 3,11, links lm_3). Im gestreckten Zustande dürfte jeder Muskel etwa $26\,\mu$ messen. Auf Fig. 6 und 7 (Taf. X) sind sie bedeutend kleiner und bilden ungefähr einen rechten Winkel. Der Plasmabelag ist hier sehr unklar, scheint aber im Gegensatz zu allen andern Schnitten dem Muskel von innen anzuliegen.

Die Histologie der ventralen Rückzieher (Fig. 2 lm_4) kann arg mißverstanden werden. Betrachtet man ihre Querschnitte (Taf. X, Fig. 3,11—3,14 lm_4), so meint man, es handle sich um Muskeln, die ihrer centralen Plasmaachse und peripheren contractilen Zone wegen schon bei Besprechung des ersten Typus hätten genannt werden müssen.

Dem ist aber nicht so. Die contractile Schicht besteht aus einer einfachen Lage relativ sehr großer Fibrillen (s. z. B. Fig. 3,12 lm_4), die aber nicht die ganze Peripherie einnehmen, sondern die voneinander abgekehrten Seiten der ovalen Querschnitte freilassen. An dieser Stelle grenzt also das Plasma direkt an die Oberfläche, und man ist anfangs nicht wenig erstaunt über die scheinbar grundverschiedene Beschaffenheit eines Querschnittes (Taf. XII, Fig. 24*b*) durch die weiter hinten gelegene Portion desselben Muskels. Er ist nur noch schwach geknickt und hakenförmig gebogen und mißt ungefähr 28 μ. Das Plasma liegt deutlich einseitig und befindet sich nicht der Körperwand zugekehrt, sondern an der Innenseite des Muskels. Wird nun dieser Muskel zusammengeklappt, indem man seine rechte Hälfte der linken so weit nähert, bis sich die Plasmazonen berühren, und läßt man dann diese sekundär miteinander verschmelzen, so erhält man genau das Bild des linken Retractors lm_4 von Fig. 3,12 (Taf. X), abgesehen von einer unwichtigen Größendifferenz und dem unterschiedlichen Aussehen der contractilen Substanz. Ist diese hier klar in grobe Fibrillen gesondert, so ist die des aufgeklappten Muskels (Fig. 24*b*) homogen oder richtiger, feinst fibrillär, was aus Längsschnitten hervorgeht.

Eine derartige wechselnde Sichtbarkeit der Fibrillen trifft man auch bei den beiden größeren Ringmuskeln (Fig. 2 rm und rm_1) an. Sie erscheinen entweder dicht körnig, wobei die Dicke der Muskeln stets von zahlreichen Fibrillen aufgebaut wird, oder sind ganz oder teilweise homogen (Taf. XI, Fig. 8,2 und 8,3 rm und rm_1). Ihr Innenrand, dem das manchmal nicht mehr nachweisbare Plasma anliegt, ist meist gezackt. Der vordere Ringmuskel hat die Neigung, stellenweise in eine kleinere und eine größere Portion zu zerfallen (Fig. 8,2 rechts und Fig. 8,3 links). Beide Teile hängen dann nur noch durch zwei feine Konturen, die vielleicht die Grenzen einer Plasmabrücke darstellen, zusammen.

Als weitere Vertreter dieses Typus sind die Hautlängsmuskeln hlm_1 und die Leibeshöhlenmuskeln lm_5, lm_6 und lm_7 (Fig. 2) zu nennen. Fig. 24*c* (Taf. XII) stellt einen Querschnitt durch den rechten Muskel lm_5 dar. Die contractile Substanz ist homogen und halbmondförmig, das Plasma liegt auf der linken Seite und umschließt einen Kern, der dem von Fig. 24*a* entspricht.

Ob die dritte Gruppe, bei der das Sarcoplasma zur Bildung der contractilen Substanz ganz verbraucht wurde, aufrecht erhalten werden kann, ist fraglich. Zu ihr rechne ich die Ringmuskeln rm_2, rm_3 und rm_4 (Fig. 2), die Hautlängsmuskeln hlm (Taf. X, Fig. 3,6—3,9) und die Leibeshöhlenmuskeln lm_{11} (Fig. 3,6—3,9). Ihr aller Querschnitt fällt meist absolut homogen aus, aber hier und da glaubte ich doch in der Mitte eine ganz dünne körnige Achse zu sehen.

Von einer Wertung der Ein- oder Vielzelligkeit der durchweg glatten Muskeln wurde bei dieser histologischen Einteilung mit Fleiß Abstand genommen, weil der meist überaus schwierige Nachweis von Kernen einer sicheren Entscheidung hindernd im Wege steht. Ich kann also auch nicht angeben, ob Zelinka (45, S. 426) recht hat, wenn er sagt, daß alle Leibeshöhlenmuskeln lediglich aus je einer Zelle bestehen. Wahrscheinlich kommt mir dies allerdings nicht vor.

Nur von einer einzigen, der schon einmal genannten Zelle *Z* in Fig. 8,7 (Taf. XI), die ich einesteils ihres Verlaufes, andernteils ihrer Struktur wegen für eine Muskelzelle halte, kann ich die Einkernigkeit mit Bestimmtheit behaupten. Sie liegt ziemlich weit vorn im Räderorgan und verbindet in einem schwachen Bogen die Matrix der beiden Ohren (*Au*). Die Zelle besitzt die ganz exorbitante Länge von 85 μ. Der nach hinten ausgebuchtete helle, fast homogene Zellkörper mit einem 4 μ großen ovalen Kern liegt in der Mitte und ist frei von der Substanz der zwei Fortsätze. Diese ist leicht faserig und tingiert sich, wie alle Muskeln, stark mit Orange G. Da die Ohren nicht für sich allein ein- und ausgestülpt werden können, so hat die contractile Faserzelle wohl die Funktion, im gegebenen Moment das Vorderende zu verschmälern, damit es leichter zurückgezogen werden kann.

Innervation. Hinsichtlich der Innervation der Muskulatur muß ich mich im wesentlichen auf eine Aufzählung von nervösen Elementen beschränken, die ihrer Lage nach die Innervation besorgen könnten. Da nämlich, soweit Nerven in Frage kommen, niemals besondere Endapparate beobachtet werden konnten, so ist auf Schnitten nicht einwandfrei festzustellen, ob ein Nerv auch tatsächlich an einem Muskel endigt. Anderseits können eng mit Muskeln liierte Ganglienzellen diesen Platz gewissermaßen nur zufällig, wenn auch konstant, einnehmen.

Es ist möglich, daß die beiden dorsomedianen Retractoren (Fig. 2 lm_2) direkt vom Gehirn aus innerviert werden. An seiner Ventralseite ruht ein dunkler Stab mit knötchenartig angeschwollener Basis (Taf. X, Fig. 3,9 x), der dorsal bis zur angeschnittenen Augenzelle (*oc*) reicht. Er liegt aber bedeutend höher als diese, kann also mit ihr keine Gemeinschaft haben. Zu seinem unteren Abschnitt zieht von zwei symmetrisch gelagerten Gehirnzellen je ein Fäserchen, an dessen Ursprungsstelle sich ein Chromidium befindet. Vom ventralen Stabende geht nach links und rechts zu den Muskeln lm_2 ein feiner Faden.

den ich nicht für die Gehirnmembran halten möchte. Ein Teil der Oberfläche der Rückzieher ist ganz scharf und dunkel begrenzt. Dergleichen ist oft zu konstatieren und wohl dem optischen Verhalten der contractilen Substanz zuzuschreiben. Wo nun die Fäden mit letzterer zusammentreffen, ist der scharfe Kontur ganz unvermittelt abgebrochen.

Einen andern Fall repräsentiert Fig. 23*b* (Taf. XII). Der lange Fortsatz einer unipolaren Rumpfganglienzelle läßt sich bis zu einem Leibeshöhlenmuskel ohne deutliches Plasma verfolgen, ohne daß ich aber mit Sicherheit angeben könnte, daß der Ausläufer sich auch wirklich mit ihm verbindet.

Schließlich möchte ich noch einige Befunde besprechen, bei denen nicht Nerven, sondern die Zellen selbst mit Leibeshöhlenmuskeln in Zusammenhang stehen.

Dem vertikalen Ast des rechten dorsolateralen Retractors lm_3 (Taf. X, Fig. 3,7) ist eine Ganglienzelle (Gz_1) dicht angeschmiegt. Auf der linken Seite verhält es sich genau ebenso (Fig. 3,6*C*). Es wurde schon weiter oben die zweifelhafte Lage des Muskelplasmas auf diesen beiden Querschnitten hervorgehoben, und hier soll wiederholt werden, daß es eher an der Innenseite des Muskels, also der Ganglienzelle entgegengesetzt, sich befindet als außen. Wie wenig Wert solchen Lagebeziehungen zwischen Muskeln und Ganglienzellen beigemessen werden darf, geht daraus hervor, daß einige Schnitte weiter hinten dieselben Retractoren wieder von Ganglienzellen angelagert werden, eine doppelte Innervation des gleichen Muskels aber wohl nicht anzunehmen ist. Auf diesen Schnitten (Taf. X, Fig. 3,10 und 3,11 linker bzw. rechter Retractor lm_3) liegen die Zellen (Gz_1) zweifellos der contractilen Substanz an, doch kann auch das Gegenteil vorkommen (Taf. XII, Fig. 23*d*). Hier hat sich eine Ganglienzelle von der Plasmaseite her etwas in die contractile Substanz eines der beiden dorsomedianen Retractoren eingebohrt, die also, da wir sie schon auf Fig. 3,9 (lm_2) vom Gehirn aus innerviert sahen, ebenfalls eine zwiefache Versorgung aufweisen würden.

Die angeführten Fälle beweisen wenigstens so viel, daß man in der Innervationsfrage nicht vorsichtigt genug sein kann.

Kurze Zusammenfassung des Wesentlichsten.

Die nirgends quergestreifte Muskulatur liegt hauptsächlich zwischen den Seiten des Tieres und seiner ventralen Mittellinie, während sie ganz dorsal nur schlecht entwickelt ist.

An Hautmuskeln sind fünf geschlossene Ringmuskeln und zwei

Paar Längsmuskeln vorhanden. Eins von diesen verläuft im Gegensatz zu allen übrigen außerhalb des ersten Ringmuskels.

An Leibeshöhlenmuskeln sind zehn Paar vorhanden, von denen ein dorsomedianes, ein dorsolaterales und ein ventrales Paar besonders kräftig ausgebildet sind. Ihre Oberfläche wird durch Falten und Krümmungen vergrößert.

Zwischen dem histologischen Bau der Haut- und der Leibeshöhlenmuskeln besteht kein prinzipieller Unterschied. Die contractile Substanz setzt sich aus feineren oder gröberen Fibrillen zusammen, wahrscheinlich auch die der ganz schwachen Muskeln. Das Plasma ist hell, netzig und enthält meist Chromidien. Es bildet entweder die centrale Achse des Muskels oder liegt ihm einseitig an oder fehlt gänzlich (?). Der zweite Modus ist am häufigsten vertreten.

Eine riesige einkernige Muskelzelle ist im Räderapparat zwischen den beiden Ohren ausgespannt.

2. *Hydatina senta* Ebg.

Von *Hydatina senta* stand mir, wie schon eingangs erwähnt, nur eine ungenügende Anzahl von Exemplaren zur Verfügung. In der langen Spanne Zeit, die ich auf die Materialsammlung verwandte, traf ich diese Species lediglich ein einziges Mal an, und nur mit einem Gefühl von Wehmut konnte ich der Berichte gedenken, die von ihrem manchmal massenhaften Auftreten erzählen. Nach Tessin (41, S. 140), dem Bearbeiter der Rotatorienfauna Rostocks, scheint sie nur im Frühjahr häufig zu sein. Es ist wohl kaum übertrieben, wenn ich sage, daß diese entzückenden Tierchen beinahe faszinierend auf mich wirkten. Die Eleganz ihrer Form, die Elastizität ihrer Bewegungen, die hübschen Farben zusammen mit der Transparenz ihres Körpers vereinigen sich zu einem Bilde reinster Augenweide.

Meine Tierchen wurden Mitte März dem »Wallgraben« entnommen, und unglücklicherweise waren damals meine technischen Versuche noch nicht weit gediehen, so daß die Konservierung der Exemplare, besonders ihres Gehirns, etwas zu wünschen übrig läßt. Deshalb soll auf eine Besprechung feiner histologischer Details verzichtet und nur einige Angaben über die Verhältnisse der vorderen Körperregion gemacht werden.

Räderorgan.

Ein Querschnitt in der Höhe des Ganglions hat einen ungefähr hufeisenförmigen Umriß (Taf. XII, Fig. 26), dessen ventraler Ausschnitt zum Mastax führt. Besonders auffallend ist eine größere Zahl verschieden geformter, fast stets mehrkerniger und hier zumeist nur angeschnittener Zellen, von denen die Mehrzahl der Körperwand genähert ist oder ihr eng anliegt. Fig. 27 zeigt eine vollgetroffene derartige Zelle von spindelförmiger Gestalt, die unpaar in der dorsalen Medianebene gelegen ist und eine größte Ausdehnung von 45 : 17 μ besitzt. Sie liegt der Cuticula dicht an — ein feiner heller Hypodermisstreifen unter der cilienfreien Cuticula, der der Hypodermis von *Eosphora* entspricht, wurde überall vernachlässigt — und umschließt vier große, helle Kerne, die einen recht umfangreichen Nucleolus aufweisen. Neben diesen können noch einige wenige, kleine chromatische Körnchen vorhanden sein, die in den Maschen eines feinen Liningerüstes ruhen. Das Plasma (Fig. 28 und 29) besteht aus verschieden großen, hellen Vacuolen, deren Scheidewände reich mit dunklen Granula besetzt sind, die als Chromidien in Anspruch genommen werden müssen. Besonders bemerkt zu werden verdient, daß in Fig. 28 die beiden Zellen nicht ganz getrennt sind, sondern durch eine schmale Brücke miteinander kommunizieren.

Plasmastruktur und Bau der Kerne sprechen beredt für die drüsige Natur dieser Zellen, und wenn wir an die Verhältnisse bei *Eosphora* zurückdenken, so werden wir uns erinnern, auch dort ganz ähnliche Elemente gefunden zu haben, nur daß bei *Hydatina* die Nucleolen etwas größer sind, daß Verbindungen zwischen zwei nebeneinander liegenden Zellen, die oft mehr als zwei Kerne enthalten, vorkommen, und daß ihre Lagebeziehung zu der gleich zu erwähnenden Cilien bildenden Matrix meist eine innigere ist.

Wie bei *Eosphora*, so wurden auch hier diese Zellen bis jetzt als Matrix selbst angesehen. Dort ist, wie ich glauben möchte, der Beweis gelungen, daß jene Komplexe mit der Produktion von Cuticula und Wimpern gar nichts zu schaffen haben. Bei *Hydatina* sind die Beziehungen zwischen Cilien bildendem Gewebe und den Zellen etwas schwieriger zu klären. Wenn sich auch meine Person für die absolute Heterogenität beider ausspricht, so muß doch zugegeben werden, daß nicht alle der möglichst objektiv ausgewählten und wiedergegebenen Befunde für meine Überzeugung sprechen.

Ganz fest steht, daß die Erzeugung von Cilien von einem Gewebe ausgeht, das histologisch von den genannten Zellen verschieden ist. Es ist wie bei *Eosphora* ein dichter, fast homogener Saum, der direkt unter der Cuticula verläuft und die Wimperwurzeln umschließt (Fig. 26, 28 und 29 *M*). Von ihm kann man unter den beiden mehr dorsal gelegenen Cilienbüscheln (Fig. 26) nichts konstatieren, doch läßt sich dem Präparat unschwer entnehmen, daß sie nicht an Ort und Stelle gewachsen sind. Desgleichen scheint Fig. 30 (Taf. XII) eines derartigen Saumes zu entbehren. Trotz des Vorhandenseins von Wimpern und Wimperwurzeln tritt uns nur eine einheitliche und schlecht koagulierte Masse entgegen, die aber auf den ersten Blick erkennen läßt, um was für ein minderwertiges Präparat es sich handelt.

Der dunkle Saum kann a priori auf zweierlei Weise entstanden sein. Entweder verdankt er seine Existenz einer Differenzierung der drüsigen Zellen, und dann würden diese letzteren noch zur Matrix zu rechnen sein, oder aber er stellt eine selbständige Bildung vor. Diese Frage erledigte sich durch den Nachweis von andersartigen Kernen in dem Saum ganz von selbst, und in der Tat finden sich öfters kleine dunkle Körnchen, die von einem schmalen hellen Hof umgeben (Fig. 29 *M*) und den ebenfalls schwer sichtbaren Matrixkernen von *Eosphora* sehr ähnlich sind. Doch muß ich gestehen, daß ich mich nicht ganz einwandfrei von ihrer Kernnatur überzeugen konnte, was die Ausscheidung dieses wichtigsten Punktes als Kriterium erheischt.

Gegen die Annahme einer bloßen Differenzierung spricht, daß öfters mit der histologischen Grenze eine scharfe mathematische einhergeht (Fig. 26 und 29 *M*), was wohl kaum zu verstehen wäre, wenn es sich nicht um verschiedene Bildungen handelte. Allerdings besitzen die großen Zellen, ganz ähnlich den Verhältnissen bei *Eosphora*, nicht immer einen deutlichen Kontur (Fig. 28), und wenn man nur solche Bilder zu Gesicht bekommt, könnte man sich leicht dazu entschließen, einer Differenzierung das Wort zu reden. Ferner ist noch zu bemerken, daß man hier und da ein Stück des dunklen Saumes mit Cilien antrifft, ohne daß er von Zellen unterlagert wäre, gewiß ein Verhalten, das meiner Auffassung sehr zugute kommt. Wenn weiterhin ein und dieselbe Zelle auf einem Schnitt dem Saum angelagert ist, auf dem folgenden (Fig. 27) dagegen direkt an die Cuticula bzw. einen feinen, von dem dunklen Saum verschiedenen Hypodermisstreifen grenzt, so kann dies durch die hier vertretene Ansicht ganz zwanglos erklärt werden. Etwas gesucht klingt die Deutung aber dann, wenn man annehmen muß, daß die Zellen nicht überall da, wo sie der Cuticula anliegen, sich differenziert und Wimpern gebildet haben.

Ich halte also dafür, daß die Drüsenzellen der selbständigen Matrix nur eng angeschmiegt sind, was sicherlich die Stabilität des Räderapparates zu erhöhen imstande ist, daß sie aber an der Bildung der Matrix in keiner Weise beteiligt sind. Sie sind fast ebenso gebaut wie die von *Eosphora* und werden vielleicht auch hier für die Bildung der Blutflüssigkeit verantwortlich gemacht werden können. Daneben wirken sie wohl auch als Polsterzellen bei der Kontraktion des Tieres. Kopfzellen fehlen bei *Hydatina* gänzlich.

Nervensystem.

Die Umrisse des Gehirns sind auf Totalpräparaten recht wohl festzustellen. Von oben gesehen ist es ein ziemlich regelmäßiges, etwas quer verlängertes Viereck, dessen vordere und hintere Kante Leydig (30, Taf. XVI, Fig. 2 c) ein wenig zu kurz gezeichnet hat. Die von ihm eingetragenen Nerven sind bestimmt vorhanden, doch nicht die einzigen, die das Gehirn verlassen.

Auch auf Querschnitten (Taf. XII, Fig. 26 *Ce*) ist das Ganglion viereckig und hat einen lateralen Durchmesser von etwa 36 μ, einen dorsoventralen von ungefähr 16 μ. Die Rindenschicht, deren Elemente bedeutend kleiner zu sein scheinen als bei *Eosphora*, liegt außen, die Fasersubstanz innen und ventral. Vom Gehirn gehen verschiedene ansehnliche — sagen wir vorläufig — Nerven ab. Zwei (*St*) entspringen seinen oberen Ecken und ziehen seitlich und dorsalwärts; ein andres Paar (St_1) verläuft von der Mitte der Seitenkanten fast horizontal nach außen. All diese Stränge zeigen in einiger Entfernung vom Cerebrum eine Anschwellung, die einen Kern umschließt, so daß wir jene Ausläufer mit Fug und Recht als lange spindelförmige Zellen bezeichnen können, und zwar als Sinneszellen, da sich wenigstens zwei von ihnen ganz bequem bis zur Cuticula verfolgen lassen und dort sicherlich mit der Außenwelt irgendwie in Verbindung treten. In ihrem Verlaufe legen sie sich teilweise dicht an die Drüsenzellen an, ohne aber mit ihnen in intimeren Beziehungen zu stehen.

Masius (32, S. 670 und Taf. XXV, Fig. 2) läßt bei *Asplanchna helvetica* zu den meisten der zahlreichen »Räderapparatzellen« einen unmittelbar vom Gehirn entspringenden Nervenfaden ziehen, in dessen Verlauf eine Ganglienzelle eingeschaltet ist. Sicherlich produzieren all diese »Räderapparatzellen« keine Cilien und sind in ihrer Mehrzahl Drüsenzellen, teilweise vielleicht auch Kopfzellen, wie wir sie bei *Eosphora* gefunden haben. Handle es sich aber nun um Kopf- oder um Drüsenzellen, eine derartig energische Innervation scheint mir nicht recht plausibel, und ich vermute hinter den meisten dieser Nervenzüge Sinneszellen, die ähnlich wie bei *Hydatina* direkt zur Cuticula gehen. Auch bei Delage und Hérouard (11, S. 187) kann man lesen, daß auf alle Fälle bei *Asplanchna* jede Räderapparatzelle vom Gehirn aus mit einem Nervenfaden versorgt wird. Da die diesbezügliche MASIUSsche Abbildung übernommen wurde (S. 213), so ist wohl nicht anzunehmen, daß diese Angabe auf eigner Anschauung beruht.

Die vier genannten Sinneszellen (Fig. 26 *Sz* und Sz_1) stehen mit Rindenzellen in Verbindung. Anders verhält es sich bei einem Paar von Fortsätzen (Fig. 26 *n*), die das Gehirn an seinen ventralen Ecken verlassen. Trotz der ungenügenden Konservierung ist doch ganz deutlich zu sehen, daß sie aus der Fasersubstanz entspringen, also in keinem unmittelbaren Zusammenhang mit Ganglienzellen sich befinden, Verhältnisse, wie wir sie auch bei *Eosphora* angetroffen haben.

Seitlich vom Cerebrum liegen noch zwei kleine nervöse Zellen (*Gz*), von denen die linke durch einen Ausläufer mit dem Gehirn in Verbindung steht.

Obwohl schon so viele Autoren sich mit *Hydatina* beschäftigt haben, so ist diese Form doch noch ein vorzügliches Objekt, dessen Studium reiche Früchte tragen wird.

3. *Euchlanis dilatata* Ldg.

Retrocerebraler Apparat.

Bei *Eosphora* ist die Erscheinung des vital mit Neutralrot gefärbten retrocerebralen Sackes im wesentlichen immer dieselbe. Die Secretmasse schwankt zwar erheblich, aber nie ist etwas besonders Abweichendes zu sehen. Bei *Euchlanis* dagegen sind die Bilder hinreichend verschieden, was durch drei Figuren (Taf. XII, Fig. 31—33) veranschaulicht werden soll. Sie stellen aber gewissermaßen nur kinematographische Einzelbilder dar, denn die Zahl der Abweichungen ist eine recht große.

Die Differenzen scheinen durch mannigfache Momente bedingt zu werden. Eine bedeutende Rolle spielt die Größe der augenblicklichen Secretanhäufung, die ja bei allen Drüsen Schwankungen unterworfen ist. Ferner kommen die mit der Dauer der Neutralroteinwirkung in Zusammenhang stehenden Veränderungen in Betracht, nicht nur, daß oft immer neue Secretkugeln zum Vorschein kommen, sondern es können auch Secrete plötzlich wieder verschwinden, was vielleicht, wie später erörtert werden soll, geeignet ist, etwas Licht auf die Natur dieser Substanzen zu werfen. Schließlich wird auch der Bau des Organs bei den verschiedenen Tieren etwas variieren.

Der retrocerebrale Sack (*rS*) ist zu einer mächtigen Ausbildung gelangt. Er bedeckt den größten Teil des Mastax (Fig. 32 *ma*) und überragt das Gehirn (Fig. 34 *Ce*), in das er wie bei *Eosphora* dorsal eingelassen ist (Taf. XIII, Fig. 38), um ein bedeutendes. Seine Länge beträgt ungefähr 65 μ. Allerdings entspricht der Sack in dieser Ausdehnung nicht nur dem hinteren erweiterten Abschnitt bei *Eosphora*, sondern diesem und dem unpaaren Ausführgang. Denn wie ein Blick auf Fig. 31 (Taf. XII) zeigt, ist bei *Euchlanis* kein medianer Ductus vorhanden, sondern an den Sack schließen sich gleich die paarigen Kanäle an. Wenn seine Membran sich nicht auf die Ausführgänge fortzusetzen scheint, so ist dies lediglich der Ausdruck einer Krümmung.

Der Umriß der Drüse (Fig. 31) ist etwa birnförmig, das verbreiterte Ende fußwärts gerichtet. Die Cuticula ihrer hinteren Partie, welche durch eine Einkerbung zweigeteilt wird, ist leicht gefaltet. Zu beiden Seiten und direkt über dieser Einkerbung liegen einige wenige, durch ihre Größe imponierende homogene Secretkugeln, zwischen denen sich ein paar sehr stark gefärbte, fast schwarz erscheinende kleinere Körner befinden. Der ganze übrige Raum wird von ungefärbten polygonalen Vacuolen eingenommen. Die Ausführgänge erscheinen, weil secretleer, dünn und münden auf zwei ansehnlichen, von Cilien entblößten Papillen (*P*) des Räderorgans. Die beiden Kanäle lassen sich nicht ganz bis an den äußersten Rand dieser Höcker verfolgen, sondern endigen kurz davor quer abgeschnitten.

Wesentlich anders sieht der retrocerebrale Sack auf Fig. 32 aus. Links und rechts von der hinteren Einkerbung befinden sich Vacuolen, die nach vorn von einer vacuolenfreien und schwach mit Neutralrot tingierten Partie begrenzt werden. Letztere reicht nirgends bis an die Cuticula heran, und ihre Färbung wird nach vorn immer schwächer. Diese homogene Partie verjüngt sich ziemlich unvermittelt zu einem medianen Kanal, der sich in seinem weiteren Verlaufe gabelt. Wir haben also jetzt auch hier wie bei *Eosphora* einen zuerst unpaaren, sich aber dann teilenden Gang. Das Merkwürdige und Abweichende besteht vorzüglich darin, daß bei *Euchlanis* der unpaare Ductus nicht präexistiert, sondern erst beim Vorhandensein größerer Secretmassen auftritt. Im hintersten Teil der vacuolenfreien Zone, die fast ganz von vacuolisiertem Gewebe umschlossen wird, liegt eine schier symmetrische Anhäufung der kleinen uns ja schon von Fig. 31 her bekannten schwärzlichen Körnchen, von denen man nur selten etwas in den Ausführgängen antrifft. Auf diese Körnchenansammlung folgt das gewöhnliche, schwächer oder stärker tingierte Secret (Fig. 32). Es besteht aus meist rundlichen homogenen, gekörnelten oder von kleinen Hohlräumen durchsetzten Elementen, die nie den Umfang erreichen wie die von Fig. 31. Die secreterfüllten und sich in eine Spitze ausziehenden Gabeläste sind recht deutlich und lassen sich bis an das vorderste Ende der Papillen (*P*) verfolgen.

Ganz abgesehen von der etwas andern äußeren Form des retrocerebralen Sackes, fällt auf dem dritten und letzten Totalbilde (Fig. 33) besonders die reihenförmige Anordnung der Drüsenprodukte auf. Sie sind so regelmäßig orientiert, daß man geradezu von Secretstraßen sprechen kann, die sich nach hinten stark verschmälern und dort aus Elementen von nicht mehr genau bestimmbarer Gestalt bestehen. Es scheinen vorwiegend Körner zu sein. Die ganze secretenthaltende homogene Partie, die wieder von vacuolisiertem Gewebe umgeben wird, ist hier farblos, und der unpaare Ausführgang bedeutend schmäler als auf Fig. 32.

Die Bewegung und Ausstoßung der Drüsenprodukte ist recht eigentümlich, und *Euchlanis* macht dieses Studium nicht allzu schwierig, weil das festgeklemmte Tier keine große Neigung zur Retraktion des Räderapparates zeigt. Zuerst kann man wohl kaum mehr wahrnehmen als eine plötzliche, pfeilschnelle, schießende Bewegung in den Ausführgängen, die nur den Bruchteil einer Sekunde dauert, um dann einer völligen Ruhe zu weichen. Wir wollen von einem Zustand ausgehen, wie ihn Fig. 32 darstellt, also ein Stadium, in dem sich im vordersten Abschnitt der Gabeläste je eine Secretkugel befindet. Nach einiger Zeit gibt es einen Ruck und jederseits werden ein bis vier Secretkugeln ausgestoßen. Währenddessen rückt ein Teil des übrigen Secrets von hinten weiter nach vorn. Bei diesem Aufrücken gelangen zwei Secretkugeln entweder in den vordersten Abschnitt der Gabeläste, und dann wiederholt sich der beschriebene Vorgang, oder aber ihre vordere Partie bleibt vorläufig frei von Secret (Fig. 33). In diesem Falle werden zunächst zwei Kugeln in die Spitzen der Gabeläste geschleudert, was wieder mit einem Aufrücken des übrigen Secrets verbunden ist. Damit haben wir den Kreis geschlossen. Die ausgestoßenen Drüsenprodukte werden durch die Tätigkeit des Räderorgans schnell in einer Spirale gedreht, um dann plötzlich den Blicken zu entschwinden. Alles Suchen ist vergeblich, und daraus geht hervor, daß sich die Secretkugeln in dem umgebenden Wasser lösen.

Die prachtvoll schöne Vacuolenstruktur, die die Drüse (*rS*) in ihrer ganzen Ausdehnung, also einschließlich der Ausführgänge (Fig. 34) beherrscht, lassen auch Schnitte (Fig. 34; Taf. XIII, Fig. 37 und 38) mit aller nur wünschenswerten Klarheit erkennen. Die Vacuolenwände sind gleichmäßig dick und besitzen sehr häufig die Gestalt eines Sechsecks.

Nur das Plasma direkt unter der abgrenzenden Membran zeigt eine andre Beschaffenheit (Fig. 35). Dort bildet es ein in den übrigen Zeichnungen vernachlässigtes fast homogenes Polster, das die überaus spärlichen und ausschließlich wandständigen Drüsenkerne birgt.

Die beiden Papillen, auf denen der retrocerebrale Sack mündet, haben auf dem Querschnitt (Taf. XIII, Fig. 39) ungefähr die Form einer Tonne. Sie umschließen das dreiteilige Lumen der Gabeläste, das deutlich vacuolär gebaut ist. Ein Flügel ist dorsalwärts gerichtet, die beiden andern lateral- und ventralwärts. Zwischen je zwei Flügeln befindet sich eine Mulde, und in dieser liegt ein kräftiger Muskel, dessen einzelne Fibrillen bei Apochromatvergrößerung bequem sichtbar werden. Diese drei Muskeln sind sicher in hervorragender Weise an der Ausstoßung der Secrete beteiligt. Höchstwahrscheinlich ist auch die Peripherie der Papillen, abgesehen von ihrer ventralen Partie, muskulös, und vielleicht auch die Wand des dreiteiligen Lumens selbst. Das noch restierende Papillengewebe besteht aus unregelmäßigem, bis auf den schmäleren ventralen Streifen ziemlich dunkel gefärbtem Protoplasma.

Das Secret ist bei *Euchlanis* meist auch auf Schnitten nachzuweisen, aber nicht in Form von Kugeln wie an vital gefärbten Tieren, sondern als eine von mehr oder weniger hellen Stellen durchsetzte zusammenhängende Masse, die sich mit Hämatoxylin intensiv blau färbt (Taf. XII, Fig. 34; Taf. XIII, Fig. 36 und 37). Ihren Hauptproduktionsort bildet der hintere Abschnitt der Drüse, der entweder in seiner ganzen dorsoventralen Ausdehnung Secret enthält (Fig. 34) oder nur in seiner ventralen und seitlichen Partie (Fig. 36 und 37). Man trifft aber auch Objekte, die gar kein oder doch nur ganz spärliches Secret aufweisen, und wieder andre, deren Secretgehalt den der reproduzierten Fälle um ein bedeutendes übertrifft.

Der in Höhe der Einkerbung geführte Querschnitt (Fig. 37) läßt merkwürdigerweise eine gewisse Symmetrie der Secretverteilung erkennen, die auch dem Frontalschnitt (Fig. 36) nicht ganz abgeht.

Wenn auch, wie schon gesagt, die Secretion hauptsächlich am hinteren Ende stattfindet, so mangelt sie der übrigen Region doch nicht gänzlich, was klipp und klar aus der Farbreaktion hervorgeht. Der ziemlich weit vorn geführte Querschnitt (Fig. 38) zeigt eine prägnante blaue Tinktion, die in einer etwas schwächeren Tönung auch auf allen andern Figuren sichtbar ist, ja sogar das Lumen in den Papillen (Fig. 39) läßt etwas davon erkennen.

Ein Widerspruch in der Darstellung muß noch diskutiert werden. Ich meine den Formzustand des Secrets, das uns ja bei den vital gefärbten Tieren als Kugeln, auf Schnitten als zusammenhängende Masse entgegentrat. Welches Verhalten ist das natürliche? Ich glaube das letztere, und zwar vorzüglich deshalb, weil an ungefärbten Tieren von Secret absolut nichts zu sehen ist. Wenn es nicht als homogene Masse, sondern in Form von Kugeln auftreten würde, so könnten diese ebensowenig wie ihre Ausstoßung dem stark bewaffneten Auge entgehen. Am hinteren Drüsenende fällt wohl oft eine Substanzanhäufung auf, die aber nie scharf in Kugeln gesondert ist. Wenn also wirklich die Secretkugeln gewissermaßen nur Artefakte vorstellen, so kann man für ihr Zustandekommen lediglich das Neutralrot verantwortlich machen.

Es scheint zunächst gänzlich unberechtigt, der Einwirkung dieses schon lange bekannten und für ganz unschuldig gehaltenen Reagens das Auftreten solcher geformten Elemente zuschreiben zu wollen. Das Neutralrot ist ein neutrales Salz, und es ist eine anerkannte Eigentümlichkeit colloidaler Substanzen — als solche möchte ich das Drüsensecret ansprechen —, daß sie aus ihren Lösungen durch neutrale Salze in Form von Tröpfchen ausgefällt werden. Diese so entstandenen Tröpfchen bestehen keineswegs aus fester Secretmasse, sondern repräsentieren Tropfen konzentrierten Secretes, welche gegen ihr Lösungsmittel, also gegen den wässerigen Inhalt der Drüse, durch ein feines Oberflächenhäutchen abgegrenzt werden. Ferner sind diese Fällungen durch neutrale Salze keine dauernden, sondern sie sind reversibler Natur, so daß sie durch die Oberflächenmembran hindurch von neuem mehr oder minder rasch gelöst werden können. Dieses von seiten der physikalischen Chemie allgemein anerkannte Verhalten der Neutralsalzfällungen kann auch in unserm Falle konstatiert werden. Es wurde schon vorher betont, daß die Secretkugeln kurz nach ihrer Ausstoßung sich in dem umgebenden Wasser lösen, und daß auch noch im Sack liegende Secrettropfen plötzlich wieder verschwinden können.

Man muß erwarten, gelegentlich auch auf Schnitten die bei Besprechung der Totalbilder erwähnte nicht präexistierende vacuolenfreie Zone, in deren Bereich der unpaare Ausführgang sich bildet, im Innern der Drüse vorzufinden, und in der Tat trifft man öfters einen Hohlraum, der sich über eine größere Strecke verfolgen läßt. Doch können derartige Dilatationen zweifellos auch durch zufällige Zerreißungen auftreten, so daß eine sichere Entscheidung darüber, was Kunstprodukt ist und was natürliches Verhalten, zur Unmöglichkeit wird. Betreffs der natürlichen Entstehungsweise einer solchen Dilatation ist man vorläufig nur auf Vermutungen angewiesen. Vielleicht ist ihr Auftreten ungefähr so zu erklären, daß, wenn die in dem Gewebe sich allmählich ansammelnden Secrete einen bestimmten Druck erreicht haben, ein Spalt entsteht, in den sich das Secret ergießt. Die Vergrößerung des Spaltes ginge Hand in Hand mit der Entleerung des Secrets aus den angrenzenden Vacuolen, die dadurch an Volumen verlieren und sich an die Wand zurückziehen würden. Diese Annahme setzt eine periodische Ausstoßung der Secrete voraus, was mit unsern Befunden nicht übel übereinstimmt. Denn nur in den secreterfüllten Säcken (Fig. 32 und 33) tritt ein vacuolenfreier Komplex auf. Die Beseitigung der Vacuolen in den Gabelästen wird vielleicht durch den kräftigen Vorstoß des Secrets bewirkt.

Der retrocerebrale Sack von *Euchlanis* wurde von einigen Autoren als Centralnervensystem in Anspruch genommen. Plate (34, S. 55) hält ihn sogar für »eine besonders mächtig entwickelte Matrixverdickung« und bringt die beiden Papillen am Räderorgan mit ihrem Lumen in Verbindung mit der Respiration. Die Hypothese, daß vielleicht die Drüsenprodukte auf Beutetiere anlockend wirken können, habe ich schon in einem andern Kapitel aufgestellt.

Auch *Euchlanis* ist im Besitze einer auf Totalbildern unsichtbaren subcerebralen Drüse (Fig. 34 *sD*), die direkt hinter dem Gehirn (*Ce*) und an der Ventralseite des retrocerebralen Sackes (Fig. 34 und Taf. XIII, Fig. 40 *rS*) gelegen ist. Sie ist im Vergleich zum Sack recht klein (22 : 8 μ) und hat auf dem Querschnitt (Fig. 40 *sD*) eine wurstförmige Gestalt. Ihre Vacuolen, die infolge der langen Aufbewahrung in Alkohol nicht mehr viel Secret enthalten, sind rundlicher als bei *Eosphora*, und die stark gefärbten Wände dicker. Die kleinen hellen Kerne besitzen einen deutlichen Nucleolus. Die umhüllende Drüsenmembran setzt sich auch auf den Ausführgang fort, der in Fig. 38 (*AsD*) quer getroffen ist.

4. *Notommata aurita* Ebg.

Retrocerebraler Apparat.

Wohl der bekannteste retrocerebrale Sack aller Rädertiere ist der »Kalkbeutel« von *Notommata aurita*. Er fiel allen Beobachtern auf, wenn er auch nur selten als ein vom Gehirn unabhängiges Organ erkannt wurde. Neutralrotfärbungen ergeben nicht immer dieselben Bilder, und die beiden wiedergegebenen Figuren (Taf. XIII, Fig. 41 und 42) können das Thema nicht erschöpfen.

Wie bei *Eosphora*, so besteht auch hier der retrocerebrale Sack aus einem, von oben gesehen ungefähr dreieckigen, Beutel, dem ein

Ausführgang entspringt (Fig. 41 und 42). Der Umriß des Beutels ist etwas traubig, und zwar kann man meist acht verschieden stark ausgeprägte Sättel beobachten, denen natürlich ebenso viele Loben entsprechen.

Die Peripherie des Sackes wird von opaken, bei durchfallendem Licht schwarz erscheinenden Körnchen eingenommen, die sich im optischen Schnitt in den Sätteln zu größeren oder kleineren Haufen vereinigen. Sie sollen nach den älteren Autoren aus Kalk bestehen — daher der Name »Kalkbeutel« —, doch muß ich mit BEAUCHAMP (5, S. 962) dies bestreiten, ohne aber über ihre wahre Natur Angaben machen zu können. An diesen runden oder mehr ovalen Körnchen kann man bei durchfallendem Licht eine schmale dunkle Peripherie von einem hellen Centrum unterscheiden. Sie werden durch die Vitalfärbung ebensowenig tingiert, wie die blasse und völlig strukturlose Grundsubstanz, in der sie eingebettet liegen.

Diese periphere Zone ist mehr oder minder scharf abgesetzt von der inneren mit Neutralrot gefärbten und an ihrem hinteren Ende vacuolären Partie (Fig. 41), deren Begrenzung mit der äußeren Kontur des Sackes ziemlich parallel verläuft. Die homogenen oder leicht granulären Secretkugeln heben sich durch stärkere Tinktion von ihrer Umgebung ab und können manchmal durch eine eigenartige Konfiguration und Färbung den Eindruck eines mit einem großen Nucleolus versehenen Kernes hervorrufen, wie es in Fig. 41 veranschaulicht ist. Wirkliche Kerne habe ich bei Vitalfärbungen nie beobachtet.

Nicht immer erscheint die gefärbte Partie des Sackes einheitlich, wie eben geschildert, sondern sie schien manchmal in eine dorsale und ventrale Hälfte partiell getrennt zu werden, und zwar durch eine in der Mitte der Drüse aufgespannte Platte, die sich nach hinten stielartig verjüngt (Fig. 42) und sich dort festheftet. Diese Platte ist sowohl als Ganzes als auch in sich selbst recht beweglich und kann Exkursionen nach allen Seiten machen. Sie besteht aus dicht aneinander geschmiegten oder kleine Räume zwischen sich lassenden Elementen, die mit den opaken an der Peripherie im wesentlichen übereinstimmen, aber weniger stark hervortreten als jene und durchschnittlich vielleicht auch etwas größer sind.

An das vordere Ende der Drüse setzt sich ein wenig ventral mit verbreiterter Basis ein schlauchförmiger Kanal (Fig. 41 und 42) an, der sich ungefähr in seinem vorderen Drittel gabelt. Die beiden Gabeläste, die in secretleerem Zustande sehr undeutlich sind, verlaufen in je nach der Kontraktion des Räderapparates verschiedenen Windungen divergierend nach vorn und münden unter Erweiterung ihres Durchmessers in einigem Abstand voneinander am äußeren Kopfende nicht ganz dorsal. Die Ausführgänge werden von einer Membran umhüllt, die sich auch auf den Sack fortsetzt. Ihr Inhalt befindet sich ähnlich wie bei *Eosphora* in einer fast ununterbrochenen gleitenden Bewegung, wobei die Secrete öfters wieder in den Sack zurückrutschen können. Neben den eigentlichen Drüsenprodukten, deren Ausstoßung weniger ruckweise erfolgt als bei *Euchlanis*, kommen in den Gängen auch einige wenige der opaken Körnchen vor. Die reversible Natur der kugeligen Secretfällungen, die durch die Einwirkung des Neutralrots entstanden sind, dokumentiert sich auch hier, indem Secrettropfen plötzlich verschwinden können. Auch das ausgestoßene Drüsenprodukt geht wieder in Lösung über.

Schnitte durch den retrocerebralen Sack liefern wesentlich andre Bilder. Schon die äußere Form, die auf dem Frontalschnitt (Taf. XIII, Fig. 43 *rS*) recht gut erhalten zu sein scheint, macht einen andern Eindruck. Sie bildet ein regelmäßiges Sechseck mit geraden Kanten und etwas abgerundeten Ecken, und jetzt können wir auch auf den Totalbildern (Fig. 41 und 42) diesen Umriß in der Andeutung entdecken.

Um an den blassen Querschnitten (Fig. 45 und 46) etwas Näheres zu erkennen, muß man schon starke Apochromatvergößerungen zu Hilfe nehmen. Der eine etwas deformierte Schnitt (Fig. 45) ist nahe dem Hinterende der Drüse geführt. Das lichte Plasma bildet teils große und unregelmäßige, teils etwas kleinere rundliche Vacuolen und ist nur an der Peripherie ein bißchen dichter strukturiert. Dort liegen auch die hellen mit einem Nucleolus versehenen Kerne. Über den Schnitt verteilt finden sich zahlreiche kleine helle und rundliche Scheiben, die nicht ganz naturgetreu zur Darstellung gebracht werden konnten. Sie brechen das Licht, lassen aber bei keiner Einstellung eine dunkle Randzone erkennen. Ob sie Beziehungen zu den auf Totalbildern sichtbaren lichtbrechenden Körnchen haben, kann ich nicht sagen. In spärlicher Zahl sind noch kleine schwärzliche Granula, vielleicht Secretreste, vorhanden.

Der zweite Schnitt (Fig. 46) ist noch weiter hinten geführt. Das Plasma ist etwas distincter und reichlicher, was darauf hinweist, daß auch bei *Euchlanis* die Secretproduktion im hinteren Abschnitt der Drüse am stärksten ist. Die Vacuolen werden nach innen immer undeutlicher.

Die Lagebeziehung des retrocerebralen Sackes (Fig. 43 *rS*) zum Gehirn ist erheblich verschieden von der bei *Eosphora*. Allerdings ist hier wie dort der nicht immer hohle Ausführgang (*ArS*) in das Ganglion eingesenkt, aber bei *Eosphora* liegt der erweiterte Teil der Drüse direkt hinter dem Cerebrum, während bei *Notommata* zwischen dem retrocerebralen Sack (Fig. 43 *rS*) und dem Ganglion (Fig. 44 *Ce*) die zu mächtiger Entwicklung gelangte subcerebrale Drüse (Fig. 43 und 44 *sD*) eingeschaltet ist. Der Ausführgang des retrocerebralen Sackes hat also zunächst die dorsale Oberfläche der subcerebralen Drüse, in die er etwas eingelassen ist, zu passieren und geht erst dann auf das Gehirn über. Nun befindet sich das Augenpigment konstant ventral an der Vereinigungsstelle des Ductus mit dem Sack, kann also nicht, wie es öfters behauptet wird, dem Gehirn unmittelbar anliegen, was bei *Eosphora* der Fall ist, sondern hat seinen Platz am hinteren Rande der subcerebralen Drüse (Fig. 43 *sD*). Die bisherigen Autoren vermochten eben diese und das Ganglion nicht auseinander zu halten, was auf Totalpräparaten leicht passieren kann.

Die subcerebrale Drüse hat, wie die beiden hintereinander folgenden Frontalschnitte (Fig. 43 und 44 *sD*) zeigen, fast riesige Dimensionen angenommen. Sie hat eine laterale Ausdehnung von 50 μ, eine dorsoventrale von 20 μ, eine Länge von 28 μ und wird überall von einer Membran umhüllt. Sie besitzt eine etwas nierenförmige Gestalt und liegt dem Hinterrande des Gehirns (Fig. 44 *Ce*), dessen größte Ausdehnung auf einen andern Schnitt fällt, dicht an. Das oft etwas klumpige Plasma der subcerebralen Drüse bildet kleinere unregelmäßige Vacuolen mit meist ziemlich dicken Wänden. Die Kerne zeichnen sich durch einen relativ sehr großen Nucleolus aus.

Aus der Drüse entspringt ein mächtiger in das Ganglion eingesenkter Ausführgang, der den des retrocerebralen Sackes ventral begleitet und sich noch innerhalb des Gehirns gabelt. Die Gabeläste verjüngen sich nach vorn und münden am vorderen Ende des Tieres.

Zu vorliegender Arbeit wurde ich von meinem hochverehrten, leider so früh verstorbenen Lehrer, Herrn Prof. Dr. Seeliger, angeregt. Ich werde seiner stets in dankbarer Ehrfurcht gedenken.

Ebenso fühle ich mich Herrn Prof. Dr. Will für das meinen Untersuchungen entgegengebrachte Interesse und die mannigfachen Unterstützungen zu herzlichem Danke verpflichtet.

Rostock, im August 1909.

Literaturverzeichnis.

1. St. Apáthy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteilungen aus der zoolog. Stat. zu Neapel. Bd. XII. 1897.
2. S. Bartsch, Die Rädertiere und ihre bei Tübingen beobachteten Arten. Jahresh. des Ver. f. vaterländ. Naturk. in Württemberg. Jahrg. XXVI. 1870.
3. P. M. de Beauchamp, Remarques sur Eosphora digitata Ehrenberg et description de son mâle. Archiv. de Zoolog. expériment. et général. 4. Sér., Tome III. 1905. Notes et Revue.
4. — Instructions pour la récolte et la fixation en masse des Rotifères. Ebenda. 4. Sér., Tome IV. 1905. Notes et Revue.
5. — Sur l'organe rétro-cérébral de certains Rotifères. Compt. Rend. Acad. Scienc. Paris. Tome CXLI. 1905.
6. — Nouvelles observations sur l'appareil rétrocérébral des Rotifères. Ebenda. Tome CXLIII. 1906.
7. — Morphologie et variations de l'appareil rotateur dans la série des Rotifères. Archiv. de Zoolog. expériment. et général. 4. Sér., Tome VI. 1907.
8. D. Bergendal, Beiträge zur Fauna Grönlands. I. Zur Rotatorienfauna Grönlands. Act. Universit. Lundens. Tome XXVIII. 1891—92.
9. L. Bilfinger, Ein Beitrag zur Rotatorienfauna Württembergs. Jahresh. des Ver. f. vaterländ. Naturk. in Württemberg. Jahrg. XLVIII. 1892.
10. E. Daday, Morphologisch-physiologische Beiträge zur Kenntnis der Hexarthra polyptera Schm. Természetrajzi Füzetek. Vol. X. 1886.
11. Y. Delage et E. Hérouard, Traité de Zoologie concrète. Tome V. Les Vermidiens. Paris. 1897.
12. F. Dujardin, Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires. Paris. 1841.
13. K. Eckstein, Die Rotatorien der Umgegend von Gießen. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.
14. C. G. Ehrenberg, Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig. 1838.
15. B. Eyferth, Die einfachsten Lebensformen. Systematische Naturgeschichte der mikroskopischen Süßwasserbewohner. Braunschweig. 1878.
16. R. Gast, Beiträge zur Kenntnis von Apsilus vorax (Leidy). Diese Zeitschr. Bd. LXVII. 1900.
17. R. Goldschmidt, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zoolog. Jahrb. Bd. XXI. 1905.
18. — Einiges vom feineren Bau des Nervensystems. Verhandlg. der Deutschen Zoolog. Gesellsch. 17. Jahresversammlung. 1907.
19. — Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala. Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. I. Teil. Diese Zeitschr. Bd. XC. 1908.
20. Ph. H. Gosse, On the structure, functions and homologies of the manducatory organs in the class Rotifera. Phil. Transactions of the roy. soc. of London. Vol. CXLVI. 1856.

21. Clara Hamburger, Das Männchen von Lacinularia socialis Ehrbg. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVI. 1907.

22. R. Hertwig, Die Protozoen und die Zelltheorie. Archiv f. Protistenkunde. Bd. I. 1902.

23. St. Hlava, Beiträge zur Kenntnis der Rädertiere. I. Über die Anatomie von Conochiloides natans (Seligo). Diese Zeitschr. Bd. LXXX. 1906.

24. C. T. Hudson and P. H. Gosse, The Rotifera. London. 1889.

25. — Supplement zum vorhergehenden.

26. Th. Huxley, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Tiere. Deutsche Ausgabe von J. W. Spengel. Leipzig. 1878.

27. Lenssen, Contribution á l'étude du développement et de la maturation des œufs chez l'Hydatina senta. La Cellule. Tome XIV. 1898.

28. K. M. Levander, Beiträge zur Kenntnis der Pedalion-Arten. Act. societ. pro Fauna et Flora fennica. Vol. XI. 1895.

29. F. Leydig, Über den Bau und die systematische Stellung der Rädertiere. Diese Zeitschr. Bd. VI. 1854.

30. — Über Hydatina senta. Müllers Archiv. 1857.

31. E. Martini, Studien über die Konstanz histologischer Elemente. I. Oikopleura longicauda. Diese Zeitschr. Bd. XCII. 1909.

32. J. Masius, Contribution à l'étude des Rotateurs. Archiv. de Biologie. Tome X. 1890.

33. Th. H. Montgomery, On the Morphologie of the Rotatorian Family Flosculariidae. Proc. of the Acad. of scienc. Philadelphia. Vol. LV. 1903.

34. L. Plate, Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XIX. 1885.

35. Ch. F. Rousselet, Liste der bis jetzt bekannt gewordenen männlichen Rädertiere. Forschungsber. aus der biolog. Stat. zu Plön. Bd. X. 1902.

36. L. K. Schmarda, Neue wirbellose Tiere, beobachtet und gesammelt auf einer Reise um die Erde. 1853—57. Bd. I. Leipzig. 1859.

37. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena. 1902.

38. Stein, Rotatoria. Tageblatt der Leipziger Naturforscherversammlg. 1872.

39. K. E. Stenroos, Das Tierleben im Nurmijärvi-See. Act. societ. pro Fauna et Flora fennica. Vol. XVII. 1898.

40. G. Tessin, Über Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. Diese Zeitschrift Bd. XLIV. 1886.

41. — Rotatorien der Umgegend von Rostock. Arch. des Ver. d. Freunde d. Naturgesch. in Mecklenburg. Jahrg. XLIII. 1890

42. P. Vignon, Recherches de Cytologie générale sur les Epithéliums. Paris. 1902.

43. E. F. Weber, Faune rotatorienne du bassin du Léman. 2^me^ partie: Ploima et Scirtopoda. Revue Suisse de Zoolog. Tome V. 1897—98.

44. A. Wierzejski, Atrochus tentaculatus n. g. et sp. Diese Zeitschr. Bd. LV. 1893.

45. C. Zelinka, Studien über Rädertiere. I. Über die Symbiose und Anatomie von Rotatorien aus dem Genus Callidina. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.

46. — II. Der Raumparasitismus und die Anatomie von Discopus synaptae n. g. nov. sp. Ebenda. Bd. XLVII. 1888.

47. — III. Zur Entwicklungsgeschichte der Rädertiere nebst Bemerkungen über ihre Anatomie und Biologie. Ebenda. Bd. LIII. 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Abkürzungen:

ArS, Ausführgang des retrocerebralen Sackes;
AsD, Ausführgang der subcerebralen Drüse;
Au, Ohr;
Ce, Gehirn;
cr, Chitinring;
Do, Dotterstock;
dSt, dorsaler Stirnhöcker;
dT, Rückentaster;
Dz, Drüsenzelle;
Exc, Aufknäuelung der Excretionsröhre;
f, Funda;
fc, Fulcrum;
Fdg, Fußdrüsengang;
Fdr, Fußdrüse;
Fi, axiale Fibrille der Fasersubstanzröhren;
Fs, centrale Fasersubstanz;
Fu, Fuß;
gm, Ganglion im Mastax;
Gz, Ganglienzelle;
h, Hakenstück;
Ha, Hals;
hlm, Hautlängsmuskel;
hW, hinterer Wimperkranz;
Hy, Hypodermis;
Kcu, Körpercuticula;
kg, Kopfganglion;
ki, Kiefer;
Ko, Kopf;
kz, Kopfzelle;
l, Chitinleiste;
lm, Leibeshöhlenmuskel;
lT, Lateraltaster;
M, Matrix des Räderorgans;
m, Muskel;
Ma, Magen;
ma, Mastax;
mb, Manubrium;
Mdr, Magendrüse;
mdr, Drüse im Mastax;
mf, Muskelfasern;
mk, Muskelkästchen;
n, Nerv;
O, Mund;
oc, Auge;
Oe, Oesophagus;
Oh, Mundhöhle;
Ohw, Wand der Mundhöhle;
P, Papille des Räderorgans;
pS, Perifibrillärsubstanz;
r, Ramus;
Rcu, Cuticula des Räderorgans;
Re, Enddarm;
rm, Ringmuskel;
Ro, Räderorgan;
rS, retrocerebraler Sack;
Ru, Rumpf;
Sch, Scheide;
sD, subcerebrale Drüse;
So, Sinnesorgan;
Sts, Stäbchensaum;
Sz, Sinneszelle;
t, Tasche;
tn, Tasternerv;
u, Uncus;

vSt, ventraler Stirnhöcker;
vW, vorderer Wimperkranz;
W, Wimpern;
Z, Zelle;
Ze, Zehe.

Sämtliche Abbildungen, mit Ausnahme der Textfig. und der Fig. 8,4*A*, 18 und 21, sind mit Hilfe eines Zeissschen Zeichenprismas entworfen. Aufeinander folgende Schnitte einer Serie tragen Doppelbezeichnungen (z. B. Fig. 3,1, 3,2 8,5 usw.). Alle Querschnitte wurden so orientiert, daß die Dorsalseite oben, die Ventralseite unten liegt. Bei Sagittalschnitten und der seitlichen Totalansicht befindet sich die Dorsalseite rechts, abgesehen von den Fig. 15,1, 15,1*A* und 15,2, die ihre Rückenseite nach oben kehren. Wenn andre Hinweise fehlen, beträgt die Schnittdicke 5 μ. In den meisten Fällen kam eine Zeisssche Öl-Immers. 1/12 und Oc. III (Vergr. 810 : 1) zur Verwendung. Die benutzten Apochromat-Immers. stammen von Leitz.

Es dürfte sich empfehlen, die Fig. 3,1—3,7 unter Zuhilfenahme einer Lupe zu studieren.

Den Originalzeichnungen ganz genau entsprechende Kopien zu erlangen, war leider nicht möglich.

Eosphora digitata.

Tafel IX.

Fig. 1. Ausgestrecktes Tier von der Dorsalseite gesehen. Zeiss. Obj. DD. Oc. III. Vergr. 375 : 1.

Fig. 2. Ausgestrecktes Tier von der Seite gesehen. Vergr. wie vorher.

Fig. 3,1—3,5. Fortlaufende Querschnitte einer Serie. Die Serie beginnt mit dem vordersten Körperende. Die folgenden Schnitte der gleichen Serie (Fig. 3,6—3,17) siehe Taf. II.

Fig. 3,1—3,4. Vergr. 750 : 1.
Fig. 3,5. Vergr. 850 : 1.

Tafel X.

Fig. 3,6—3,17. Fortlaufende Querschnitte einer Serie. Die vorhergehenden Schnitte der gleichen Serie (Fig. 3,1—3,5) siehe Taf. IX.

Fig. 3,6*A*. Konturzeichnung des Gehirns von Fig. 3,6.
Fig. 3,6*B*. Partie aus der linken Gehirnhälfte von Fig. 3,6 bei tiefer Einstellung.
Fig. 3,6*C*. Linker dorsolateraler Retractor mit anliegender Ganglien- und Drüsenzelle von Fig. 3,6.
Fig. 3,7*A*. Konturzeichnung des Gehirns von Fig. 3,7.

Fig. 4,1. Querschnitt durch das Gehirn.

Fig. 4,1*A*. Eine linke Partie davon bei tiefer Einstellung.

Fig. 4,2. Der folgende Schnitt.

Fig. 5. Teilquerschnitt durch den Oesophagus. Homog. Immers. 2 mm, Apert. 1,30, Komp.-Oc. VIII.

Fig. 6. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt des retrocerebralen Sackes.

Fig. 7. Querschnitt durch die dorsale Wand des Mastax. Muskelkästchen.

Tafel XI.

Fig. 8,1—8,9. Aufeinander folgende Frontalschnitte einer Serie durch das Vorderende. Die Serie geht von dorsal nach ventral.
  Fig. 8,2*A*. Die vorderen Ecken des Gehirns von Fig. 8,2.
  Fig. 8,4*A*. Cuticula eines dorsalen Stirnhöckers. Stark vergr.
  Fig. 8,5—8,9. Homog. Immers. 2 mm, Apert. 1,30, Komp.-Oc. XII.
  Fig. 8,7*A*. Ein Teil von Fig. 8,7 bei hoher Einstellung. Vergr. wie vorher.

Fig. 9. Frontalschnitt durch das Hinterende des Gehirns und den retrocerebralen Apparat. 10 μ.

Tafel XII.

Fig. 10. Medianschnitt durch die vordere Körperregion.

Fig. 11. Paramedianschnitt durch das Auge, die subcerebrale Drüse mit Ausführgang und den retrocerebralen Sack.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch das Hinterende des Gehirns, die subcerebrale Drüse und den dorsomedianen Retractor.

Fig. 13. Vorn medianer, hinten paramedianer Längsschnitt durch das Gehirn.

Fig. 14 *a*, *b*, *c*. Medianschnitte durch den ventralen Stirnhöcker.
  Fig. 14*a*. Situs desselben.
  Fig. 14*b*. } Vergr. Homog. Immers. 2 mm, Apert. 1,30, Komp.-Oc.
  Fig. 14*c*. } XVIII.

Fig. 15,1. Medianschnitt durch den Rückentaster. Hohe Einstellung. Vergr. wie vorher.

Fig. 15,1*A*. Derselbe Schnitt bei normaler Einstellung. Dies. Vergr.

Fig. 15,2. Der folgende Schnitt. Dies. Vergr.

Fig. 16. Kiefer von der Ventralseite gesehen. Zeiss Obj. DD, Oc. III. Vergr. 375 : 1.

Fig. 17. Kiefer in Seitenansicht. Vergr. wie vorher.

Fig. 18. Kiefer im geöffneten Zustande. Stärker vergr.

Fig. 19. Frontalschnitt durch die Zähne der Rami.

Fig. 20. Frontalschnitt durch das Fulcrum und die ihm benachbarte Muskulatur.

Fig. 21. Manubria mit den nach hinten und ventralwärts umgeschlagenen Unci. Schematisch.

Fig. 22 *a*—*f*. Schnitte durch periencephalische Ganglienzellen. Der scharfe Kontur bedeutet überall die Gehirngrenze.

Fig. 23 *a*—*d*. Schnitte durch periphere Ganglienzellen.

Fig. 24 *a*—*c*. Muskelquerschnitte.

Fig. 25. Querschnitt durch den Magen.

Hydatina senta.

Fig. 26. Querschnitt durch das Vorderende in Höhe des Gehirns.

Fig. 27—30. Querschnitte durch die Wand des Räderorgans.

Euchlanis dilatata.

Fig. 31—33. Retrocerebraler Sack nach vitaler Färbung mit Neutralrot. Vergr. 450 : 1.

Fig 34. Paramedianer Sagittalschnitt durch den retrocerebralen Sack, die subcerebrale Drüse und das Gehirn.

Fig. 35. Stück eines Frontalschnittes durch die Wand des retrocerebralen Sackes. 10 μ.

Tafel XIII.

Fig. 36. Ventraler Frontalschnitt durch den retrocerebralen Sack. 10 μ.

Fig. 37. Querschnitt durch die hintere Partie des retrocerebralen Sackes.

Fig. 38. Querschnitt durch die vordere Partie des retrocerebralen Sackes, den Ausführgang der subcerebralen Drüse und einen Teil des Gehirns.

Fig. 39. Querschnitt durch die beiden Papillen des Räderorgans.

Fig. 40. Querschnitt durch die subcerebrale Drüse und einen Teil des retrocerebralen Sackes.

Notommata aurita.

Fig. 41 u. 42. Retrocerebraler Sack nach vitaler Färbung mit Neutralrot. Vergr. 450 : 1.

Fig. 43 u. 44. Zwei aufeinander folgende Frontalschnitte durch den retrocerebralen Apparat und das Gehirn. 10 μ.

Fig. 45 u. 46. Querschnitte durch die hintere Partie des retrocerebralen Sackes Homog. Immers. 2 mm, Apert. 1,30, Komp.-Oc. XII.

Beiträge zur Kenntnis der australischen Turbellarien.

II.

Rhabdocoelida.

Von

Dr. phil. **Annie Weiss.**

(Aus dem zool.-zootomischen Institut der Universität Graz.)

Mit Tafel XIV und XV.

Inhaltsverzeichnis.

Seite
Äußerliche Beschreibung der Arten . . . . 337—339
  Mesostoma canum Weiss 337
  Mesostoma michaelseni Weiss 338
  Plagiostomum hartmeyeri Weiss 338
Anatomie der beiden *Mesostoma*-Species . . . . 339—360
  Epithel (Deckzellen, Rhabditen) 339
  Basalmembran 341
  Muskulatur (Hautmuskelschlauch, Körpermuskulatur). 341
  Mesenchympigment 342
  Drüsen (Rhammiten) 343
  Pharynx (Pharynxdrüsen) und Darm 345
  Nervensystem 346
  Sinnesorgane (Augen) 346
  Genitalorgane (Hoden, Vasa efferentia, Vasa deferentia, Ductus seminalis, Keimstock, Oviduct, Receptaculum seminis, Dotterstöcke). 347
  Copulationsapparat (Atrium genitale, Penis, weiblicher Genitalkanal, Schalendrüsen, Dottergang, Bursa copulatrix, Uteri) von *Mesostoma canum* Weiss 351
    Mesostoma michaelseni Weiss (Wintereier) 359
Anatomie von *Plagiostomum hartmeyeri* Weiss . . . . 360—370
  Epithel, Rhabditen 360
  Basalmembran 360
  Muskulatur (Hautmuskelschlauch, Körpermuskulatur) 360
  Pigment 361
  Drüsen 361
  Pharynx und Darm 362

Seite
Nervensystem 363
Sinnesorgane (Augen, Wimperrinne) 364
Genitalorgane (Hoden, Vasa deferentia, Keimstöcke, Oviducte, Dotterstöcke) 366
Copulationsapparat (Atrium genitale, Penis, unpaarer Oviduct) . . . 368
Literaturverzeichnis 370
Erklärung der Abbildungen (Buchstaben- und Tafelerklärung) 371

Wie ich schon in meiner[1] früheren Arbeit: Beiträge zur Kenntnis der australischen Turbellarien. I. Tricladen. Diese Zeitschrift, Bd. XCIV, bemerkt habe, fanden sich unter dem mir von Herrn Prof. Böhmig übergebenen Material außer den Tricladen auch einige den Genera *Mesostoma* und *Plagiostomum* angehörige Species, die in der vorliegenden Abhandlung bearbeitet sind. Die beiden Mesostomatinen, *Mesostoma canum* Weiss[2] und *Mesostoma michaelseni* Weiss[2] sind neue Arten, dasselbe gilt auch für das untersuchte *Plagiostomum*, *Plagiostomum hartmeyeri* Weiss[2].

Äußerliche Beschreibung der Arten.

Mesostoma canum Weiss.

Die vorliegenden Exemplare sind in der Längsrichtung so stark gefaltet, daß es kaum möglich ist, die Körperform genauer zu bestimmen und zu sagen, ob alle diese Faltenbildungen allein auf die Konservierung zurückzuführen sind, oder ob einige von diesen auch am nicht deformierten Tier bestehen. Es ist wegen der Faltungen sogar schwierig zu entscheiden, ob Mund und Genitalöffnung nur dicht hintereinander gelegen sind, oder ob sie in einen gemeinsamen Vorraum einmünden; das letztere ist mir allerdings das wahrscheinlichere.

Die Länge dieser Art beträgt etwa 4 mm, die Breite etwa 2 mm; sie erreicht ihr Maximum am Ende des ersten Körperdrittels.

Das Vorderende kann als stumpf zugespitzt, das Hinterende als breit abgerundet bezeichnet werden.

Die Farbe der konservierten Tiere ist schmutzig grau. Unter der Haut findet sich, besonders auf der Dorsalseite, im Mesenchym ein netzartig angeordnetes braunes Pigment, das darauf schließen läßt, daß die lebenden Tiere wahrscheinlich eine bräunliche Farbe besitzen.

---

[1] Weiss (13).

[2] Weiss (12).

Auf der Ventralseite ist es am reichlichsten in der Gegend des Pharynx und des Copulationsapparates vorhanden.

Die Mundöffnung liegt etwas vor der Körpermitte; auf ihre Beziehung zum Genitalporus wurde schon oben hingewiesen, und es wird späterhin noch genauer darauf eingegangen werden.

Die beiden kleinen Augen sind der Mediane genähert.

Koll. Mich. 159. Broom Hill, in einem Bache. 25. VIII. 05.

Mesostoma michaelseni Weiss.

Die Körpergestalt dieser durch die Konservierung ebenfalls etwas deformierten Form läßt sich am besten aus der Betrachtung eines Querschnittes erkennen. Dieser ist viereckig, die Ecken sind etwas lappig ausgezogen; die ventralen Lappen erreichen eine bedeutendere Größe als die dorsalen, die nur wenig hervortreten. Die Länge der einzelnen Individuen variiert zwischen 2,5 und 3,5 mm; ihre größte Breite, etwa 1,4 mm, erreichen sie in der Pharyngealregion. Das Vorderende ist sanft abgerundet, das Hinterende stumpf zugespitzt.

Sowohl die Dorsal- als auch die Ventralseite sind intensiv schwarzbraun gefärbt, stellenweise findet sich ein rein schwarzer Farbton. Mund und Genitalporus liegen unmittelbar hintereinander im zweiten Körperdrittel. Die beiden, einander sehr genäherten Augen sind selbst an aufgehellten Exemplaren infolge der dichten Pigmentierung des Körpers nur undeutlich zu erkennen.

Die meisten Individuen beherbergten eine Anzahl hartschaliger Eier.

Auffallend ist die Fundstelle dieses *Mesostoma*: ein Regentümpel auf einem Granitfelsen in einer sonst wasserlosen Gegend. Es ist nur anzunehmen, daß Dauereier durch Vögel an diesen Ort zufälligerweise verschleppt worden sind. Eine nähere Erörterung des Charakters der Örtlichkeit und der Lebensgemeinschaft in derselben findet sich in: W. Michaelsen, Die Tierwelt Südwest-Australiens und ihre geographischen Beziehungen. (Mitteil. Geograph. Gesellsch. Hamburg, Bd. XXII, S. 17).

Koll. Mich. 93. Boorabbin, Regenwassertümpel auf Granitfels. 3. VII. 05.

Plagiostomum hartmeyeri Weiss.

(Taf. XIV, Fig. 1 und 2.)

Das einzige von dieser marinen Form vorhandene Exemplar machte auf den ersten Blick den Eindruck einer *Dalyellia*, und erst die eingehendere Untersuchung lehrte, daß es sich um ein *Plagiostomum* handelte.

Der annähernd eiförmige Körper hat eine Länge von etwa 1,5 mm; seine größte Breite, etwa 1 mm, erreicht er ungefähr in der Körpermitte.

Das Vorder- und Hinterende sind stumpf zugespitzt.

Die Gesamtfarbe des Tieres (Fig. 1) ist auf der Rückenfläche leicht gelblich braun mit einem zarten rötlichen Tone; die seitlichen Körperpartien sowie die Bauchseite zeigen eine hellere Färbung. Sehr charakteristisch ist für die vorliegende Form eine am Ende des vorderen Körperfünftels befindliche, der Dorsalseite angehörige und nur wenig auf die Ventralseite übergreifende braunschwarze Querbinde mit verwaschenen Rändern, die ihre größte Breite in der Mitte des Rückens erreicht und sich von hier aus gegen die Seiten allmählich verschmälert.

Die vier kleinen, der Medianlinie genäherten Augen (Fig. 2) bilden ein Trapez, dessen hintere Seite die größere ist. Die beiden Augen jeder Seite berühren sich fast, so daß man den Eindruck erhält, sie seien durch Spaltung ursprünglich eines Auges entstanden. Das hintere Augenpaar steht durch Pigmentzüge mit der Querbinde in Verbindung; man könnte auch sagen, die Binde entsendet nach vorn zwei kurze Zipfel, an deren Spitzen die betreffenden Augen gelegen sind.

Die Mundöffnung hat eine subterminale Lage, der Genitalporus ist der hinteren Körperspitze außerordentlich genähert.

Koll. Mich. 14. Sharks Bay, Freycinet Reach, 11—16 m. 12. IX. 05.

Anatomie von Mesostoma canum Weiss (Taf. XIV, Fig. 3—6) und Mesostoma michaelseni Weiss (Taf. XV, Fig. 7—9).

Das Epithel der beiden vorliegenden *Mesostoma*-Species wird von schlanken, cylindrischen Zellen gebildet. Während bei *Mesostoma canum* die Epithelzellen der Ventralseite im allgemeinen höher sind als diejenigen der Dorsalseite, sind umgekehrt bei *Mesostoma michaelseni* die ventral gelegenen Epithelzellen bedeutend niedriger als die dorsalen. Zahlenmäßig stellt es sich folgendermaßen dar: *Mesostoma canum* im Mittel dorsal etwa 10 μ, ventral etwa 19 μ. *Mesostoma michaelseni* dorsal etwa 30 μ, ventral etwa 6 μ. In ihren basalen Partien schließen die distal eng verbundenen Deckzellen nicht dicht aneinander, so daß man besonders bei *Mesostoma canum* den Eindruck von Intercellularräumen erhält. Die Frage, ob diese Erscheinung nicht bloß auf ein Kunstprodukt zurückzuführen ist, kann in Ermangelung lebender Untersuchungsobjekte nicht entschieden werden. Erwähnt sei, daß LUTHER[1] dieses Verhalten der Epithelzellen sowohl für einige *Castrada-* und *Tetracelis*-Arten als insbesondere für die von ihm untersuchten *Mesostoma*-Species angibt.

Die Epithelzellen zeigen bei beiden Arten insofern färberische Unterschiede, als sich ihr Plasma bei *Mesostoma michaelseni* mit Hämatoxylin-Eosin leicht blau, bei *Mesostoma canum* in den basalen Zellpartien blau, in den mehr distal gelegenen hingegen rot färbt. Die stets basal gelegenen Kerne besitzen meist eine rundliche Gestalt, seltener sind sie unregelmäßig gelappt; sie umschließen fast stets einen ansehnlichen, von einem hellen Hof umgebenen, dunkel rot gefärbten Nucleolus. In bezug auf ihre Größe zeigen sie nicht unbedeutende Schwankungen, zuweilen entspricht ihr Durchmesser $^1/_3$, zuweilen $^2/_3$ der Zellhöhe.

Die Cilien, desgleichen die Basalkörperchen, denen sie aufsitzen, sind verhältnismäßig gut erhalten, sie ließen sich an den meisten Stellen des Körpers ohne Schwierigkeit erkennen; ihre Länge ist der Zellhöhe proportional.

Im Epithel finden sich, mit Ausnahme einiger, später im Zusammenhange mit den Körperdrüsen zu erwähnender Stellen am Vorderende, stets große Mengen rotgefärbter Rhabditen. Bei *Mesostoma canum* durchsetzen diese zuweilen auch **c**-förmig gekrümmten Stäbchen die Zellen nahezu in ganzer Höhe, während die bedeutend kleineren und weniger zahlreich vorhandenen Rhabditen von *Mesostoma michaelseni* hauptsächlich in der distalen Hälfte der Epithelzellen in senkrecht zur Oberfläche des Tieres gestellten Bündeln beisammen liegen. Die Länge der einzelnen Stäbchen schwankt zwischen $^3/_4$ und $5\,\mu$.

Mit Rücksicht auf ihre Entstehung möchte ich hervorheben, daß ich diese Stäbchen, nicht aber die später zu erwähnenden Rhammiten, unbedingt als dermale Gebilde auffassen muß, da ich weder im Mesenchym besondere Stäbchenbildungszellen gefunden habe, noch etwaige durch die Basalmembran in die Epithelzellen eindringende Rhabditen beobachten konnte. Bezüglich der für diese Frage in Betracht kommenden Literatur verweise ich auf LUTHER[2].

Die Epithelzellen von *Mesostoma michaelseni* sind überdies dicht erfüllt von braunschwarzen Pigmentkörnchen, die vom Mesenchym her in die Zellen eindringen; sie sind es, die die schwärzliche Färbung dieser Art bedingen.

---

[1] LUTHER (10), S. 6.

[2] LUTHER, l. c., S. 9 f.

Die sich unmittelbar an das Epithel anschließende, anscheinend strukturlose Basalmembran ist bei *Mesostoma canum* etwa 1,1 μ, bei *Mesostoma michaelseni* etwa 1,28 μ dick; sie nimmt in beiden Fällen einen bläulichen Farbton an.

Der Hautmuskelschlauch der vorliegenden Formen wird von einer dicht unter der Basalmembran gelegenen, zarten Ringfaserschicht, auf die nach innen eine, besonders ventral, kräftig entwickelte, bei *Mesostoma canum* im allgemeinen zweischichtige Längsmuskellage folgt, gebildet. Die im Querschnitt teils kreisförmigen, teils etwas abgeplatteten Längsfasern besitzen Durchmesser von 1—3 μ.

Zwischen Ring- und Längsmuskeln etwa eingeschaltete Diagonalfasern, wie solche von verschiedenen Autoren bei den meisten *Mesostoma*-Arten gefunden wurden, konnte ich nicht sicher erkennen.

Während die zarten Ringmuskeln ein homogenes Aussehen besitzen, ließ sich an den stärkeren Längsmuskeln eine Differenzierung in eine Mark- und Rindenschicht wahrnehmen. An einigen wenigen günstigen Stellen sah ich bei *Mesostoma canum* an der Innenfläche des Hautmuskelschlauches rundliche Zellen, die ich als Myoblasten auffassen möchte.

Bezüglich der Körpermuskulatur schließe ich mich der von Luther[1] für die Mesostomatinen im allgemeinen festgesetzten Einteilung in 1) Dorsoventralfasern und 2) Tangentialfasern an. Die ersteren sind bei den hier untersuchten Formen, zufolge der im Querschnitt, insbesondere bei *Mesostoma michaelseni*, mehr viereckigen Gestalt der Tiere, nur schwach entwickelt, deutlich treten sie bloß an den Körperenden hervor. Die tangential verlaufenden Fasern waren für *Mesostoma canum*, da mir von dieser Form nur Längsschnitte zur Verfügung standen, schwierig nachzuweisen, doch sah ich an verschiedenen Stellen Muskelbündel, deren Verlaufsrichtung das Vorhandensein einer Tangentialmuskulatur vermuten ließ. Bei *Mesostoma michaelseni* sind die einzelnen Tangentialfasern etwas kräftiger entwickelt als die Dorsoventralfasern; ihre Zahl ist aber eine geringe, und ihre Lage weicht etwas von der typischen ab, es ist dies augenscheinlich auf die bei der Konservierung eingetretenen Kontraktionen zurückzuführen.

Die ohne weiteres verständliche Funktion der Körpermuskulatur wird schon bei LUTHER[1] eingehend besprochen; ich brauche daher an dieser Stelle nicht darauf einzugehen.

---

[1] Luther, l. c., S. 28.

Die größte Ausbildung erreicht die Körpermuskulatur in dem etwas zurückziehbaren und anscheinend als Tastapparat funktionierenden Vorderende, wo sich auch alle Übergänge von dorsoventral zu tangential verlaufenden Fasern vorfinden. Als Retractoren des Vorderendes kommen longitudinale Fasern für beide Formen in Betracht, für *Mesostoma michaelseni* außerdem solche, die von hinten dorsal nach vorn ventral ziehen. Vertreten werden diese letzteren bei *Mesostoma canum* vielleicht durch zarte Muskeln, die eine mehr seitliche Lage besitzen.

Die Fasern der Körpermuskulatur erscheinen im allgemeinen homogen.

Nicht unerwähnt möge bleiben, daß bei den beiden untersuchten Individuen von *Mesostoma michaelseni*, das Vorderende an einer Stelle etwas eingezogen war, ein Verhalten, das allerdings an konservierten Mesostomen nicht selten zu beobachten ist, aber doch einige Aufmerksamkeit erfordert. Es handelte sich bei dem einen Tier um eine einfache Faltenbildung, bei dem andern hingegen lag eine Y-förmige Einstülpung vor. Da gerade in der Gegend dieser Einstülpung am Vorderende zahlreiche Drüsen ausmündeten, so erhielt man auf den ersten Blick den Eindruck des Vorhandenseins eines ventralen Hautfollikels, wie ein solcher für die Vertreter des Genus *Bothromesostoma* charakteristisch ist. Bei genauerem Zusehen ließ sich aber feststellen, daß diese Einstülpung nur eine zufällig retrahierte Partie des Vorderendes darstellte.

Über den Bau des mesenchymatösen Gewebes der beiden Mesostomatinen sowie des späterhin zu besprechenden *Plagiostomum hartmeyeri* vermag ich keine Angaben zu machen. Es enthält bei beiden Arten braunschwarze Pigmentkörnchen, die bei *Mesostoma michaelseni* in außerordentlich reicher Menge, in geringerer bei *Mesostoma canum* dicht unter dem Hautmuskelschlauch angesammelt sind und im allgemeinen in den dorsalen Körperpartien zahlreicher auftreten als in den ventralen (vgl. S. 338). Nicht selten erscheinen Hoden, Keimstöcke und Vesicula seminalis sowie das Gehirn und die daraus entspringenden Hauptnervenstämme von Pigment dicht umhüllt.

Die Hautdrüsen, wie ich im Anschluß an LUTHER[2] alle in das

---

[1] LUTHER, l. c., S. 30.

[2] LUTHER, l. c., S. 18.

Mesenchym eingebetteten, einzelligen Drüsen bezeichnen will, deren Ausmündungsgebiete auf der Körperoberfläche liegen, sind entweder Stäbchendrüsen oder cyanophile Schleimdrüsen. Beide Kategorien erreichen ihre größte Entwicklung im Vorderende, in geringer Zahl finden sie sich über den ganzen Körper verteilt.

Die adenalen Stäbchen, die ihrer Gestalt nach im Anschluß an Graff[1] als Rhammiten zu bezeichnen sind, durchbohren die Epithelzellen, wenn auch ziemlich vereinzelt, an den verschiedensten Stellen des Körpers, im Vorderende dagegen bilden sie mächtige, zur Körperspitze ziehende Stäbchenstraßen. Allerdings läßt sich keine scharfe Trennung zwischen den überhaupt im Vorderende vorhandenen Rhammiten und jenen der Stäbchenstraßen durchführen, beachtenswert erscheint es aber, daß die größten adenalen Stäbchen des Körpers sich immer in den Stäbchenstraßen finden. Außer im Vorderende treten Rhammiten in größerer Zahl nur noch in den seitlichen Körperpartien auf. Für *Mesostoma michaelseni* ist bemerkenswert, daß die Rhammiten ventral reichlicher vorhanden sind als dorsal. Sie stellen gestreckte, etwa 35 μ lange, 4 μ dicke, häufig c- oder s-förmig gebogene, nicht selten etwas gewundene Gebilde dar, deren Enden häufig abgerundet sind, doch ist auch das distale zuweilen etwas keulenförmig verdickt, das proximale gleichzeitig leicht zugespitzt. Rhammiten von dieser letztbeschriebenen Form besitzt besonders *Mesostoma canum.* Fast stets lassen sich an ihnen zwei Schichten unterscheiden, eine körnige, dunkel rot gefärbte Markschicht und eine mehr homogene, schwach eosinophile Rindenschicht.

Die im Mesenchym gelegenen Bildungszellen der adenalen Stäbchen sind auf einen verhältnismäßig ansehnlichen Bezirk verteilt; sie treten sowohl vor als über und unter dem Gehirn auf. Es sind große, meist birnförmige, manchmal auch ovoide oder ganz unregelmäßig gestaltete, großkernige, typische Drüsenzellen, deren Plasmakörper sich intensiv blauviolett färben. Über die Art der Entstehung der Rhammiten läßt sich in Ermangelung entsprechender Untersuchungsobjekte, besonders jugendlicher Tiere, nichts sagen. Es sei diesbezüglich auf die Darstellung Luthers[2] verwiesen.

Die kleinen, meist rundlichen oder birnförmigen, bei *Mesostoma michaelseni* wegen der großen Menge von subepithelial gelagerten Pigmentkörnchen schwierig zu erkennenden Schleimdrüsen, die über den ganzen Körper zerstreut, dicht unter dem Hautmuskelschlauch liegen, senden ihre Ausführungsgänge in die Epithelzellen. In größter Menge treffen wir derartige, im allgemeinen etwas ansehnlichere und mehr unregelmäßig gestaltete Drüsen dicht hinter dem Gehirn an. Ihr feinkörniges, mit Hämatoxylin intensiv dunkelblau färbbares Secret bildet mächtige, sogar die Stäbchenstraßen an Ausdehnung übertreffende Massen, die ober- und unterhalb des Gehirns nach vorn ziehen, so daß dieses stellenweise vollkommen in die Secretmassen eingebettet erscheint.

---

[1] Graff (6), S. 55.

[1] Luther, l. c., S. 20.

Wie aus der Betrachtung von Fig. 7 hervorgeht, sind bei *Mesostoma michaelseni* Mund (*mu*) und Genitalporus (*pg*) einander sehr genähert, stellen aber allem Anscheine nach zwei voneinander getrennte Öffnungen dar. Es erscheint allerdings nicht ganz ausgeschlossen, daß bei dieser Form beide Öffnungen in eine seichte, gemeinsame Grube einmünden. Eine absolut sichere Entscheidung läßt sich an den vorliegenden Präparaten nicht treffen.

Noch schwieriger sind die Verhältnisse bei *Mesostoma canum* zu beurteilen, da hier die früher erwähnten Faltenbildungen, die anscheinend durch die Konservierung bedingt sind, die Beziehungen zwischen Mund und Geschlechtsöffnung verschleiern. Betrachtet man die Fig. 4 und 6, so wird man zu der Annahme gelangen, daß hier das Atrium geradezu vorgestülpt ist und daß ferner die mit α und β bezeichneten Partien Faltenbildungen der Körperwand darstellen, die aber im übrigen nichts mit der eigentlichen Bildung des Genitalatriums und der Pharyngealtasche zu tun haben; hierdurch werden die normalen Situationsverhältnisse nahezu vollständig verwischt. Daß es sich bei den eben erwähnten Bildungen tatsächlich um Falten der Körperwand handelt, scheint mir daraus hervorzugehen, daß bis zu den mit * bezeichneten Punkten das gewöhnliche, rhabditenführende Epithel reicht, während es in den übrigen Partien modifiziert und rhabditenfrei erscheint. Die eigentliche Mundgeschlechtsöffnung würde demnach zwischen die beiden mit * bezeichneten Punkte fallen. Jene Falte (γ), die das Atrium genitale von der Pharyngealtasche trennt, entspricht der in Fig. 7 bei *Mesostoma michaelseni* ebenso bezeichneten, die jedoch in ihrem distalsten Abschnitt von einem gewöhnlichen, stäbchenführenden Epithel überkleidet ist, wodurch eine sichere, wenn auch schmale Scheidewand zwischen der Mundöffnung und dem Genitalporus gegeben erscheint. Da in den unteren Teil der Pharyngealtasche die Excretionskanäle einzumünden pflegen, die bei den vorliegenden Formen allerdings nicht zu erkennen waren, käme der oben als Mundgeschlechtsöffnung bezeichnete Porus überdies noch als Excretionsporus in Betracht.

Die von einem platten bis kubischen, etwa 2—7 μ hohen, anscheinend cilienlosen Epithel ausgekleidete Pharyngealtasche (*pht*) reicht ungefähr bis zur Hälfte des Schlundkopfes hinauf. Die Zellgrenzen des Epithels sind sehr undeutlich; es schließen sich nach innen die auf die Pharyngealtasche sich fortsetzenden Fasern des Hautmuskelschlauches an.

Beide Formen besitzen einen typischen Pharynx rosulatus (Graff), an dessen unterem freien Rande sich die Andeutung eines Ringwulstes findet. Dort mündet auch die Hauptmasse der Pharyngealdrüsen aus. Im übrigen zeigt der Schlundkopf den für die Mesostomatinen typischen Bau, wie er von Graff[1] und Luther[2] eingehend geschildert wird; es sei daher auf die genannten Arbeiten verwiesen. Nicht unerwähnt möge bleiben, daß es unmittelbar vor dem Darmmunde durch lokale Verstärkung der inneren Ringmuskeln zur Ausbildung eines Sphincters kommt; einen solchen treffen wir auch nahe dem Pharynxmunde. Ähnliche Sphincteren wurden für mehrere Mesostomatinen bereits nachgewiesen.

Die in großer Zahl vorhandenen erythrophilen und cyanophilen Drüsen sowie ihre Ausführungsgänge zeigen keine bestimmte Anordnung, sie liegen vielmehr bunt durcheinander. Bei *Mesostoma michaelseni* überwiegen die erythrophilen Speichel- über die cyanophilen Schleimdrüsen. Diejenigen Ausführungsgänge der Schleimdrüsen, die nicht, wie bereits erwähnt, auf dem schwachen Ringwulst am unteren freien Rande des Organs ausmünden, durchbohren das Epithel des Pharynxlumens. Zahlreiche Drüsen liegen in der Umgebung des Organs, ihre Ausführgänge treten vereinzelt an verschiedenen Stellen in den Proximalteil des Schlundkopfes ein; allem Anscheine nach findet sich kein markanterer Einmündungsbezirk. Das im Pharynx vorhandene Mesenchymgewebe ist stellenweise nicht unbedeutend pigmentiert. Über den etwas unterhalb der Mitte des Organs befindlichen, mäßig stark ausgebildeten Nervenring vermag ich keine Angaben zu machen.

Der an das proximale Ende des Pharynx sich anschließende, kurze und ziemlich dünnwandige Oesophagus stellt ein trichterartiges Rohr mit gefalteter Wandung dar, auf das sich das innere Pharynxepithel fortsetzt. Auch einzelne, von der Muskulatur des

---

[1] Graff, (5) S. 80.

[2] Luther, l. c., S. 43.

Schlundkopfes stammende Längsfasern begleiten den Anfangsteil des Oesophagus.

Der einfach sackförmige, den Körper in der Längsachse durchziehende, mäßig weite Darmkanal läßt eine geräumige Leibeshöhle frei. Allem Anschein nach besitzt er weder eine Tunica propria noch eine eigne Muscularis. Leider war der Erhaltungszustand des Darmepithels ein so ungünstiger, daß ich von weiteren Mitteilungen absehen muß und diesbezüglich auf die ausführlichen allgemeinen Darstellungen GRAFFs[1] und LUTHERS[2] verweise. Erwähnt sei nur das Vorhandensein einer größeren Zahl von Körnerkolben in der Umgebung des Darmmundes.

Über das Nervensystem der beiden *Mesostoma*-Arten kann ich keine genaueren Angaben machen mit Rücksicht auf seinen mangelhaften Erhaltungszustand und auf die Anhäufung von Secretmaßen im Vorderende, besonders bei *Mesostoma michaelseni*. Es konnte nur festgestellt werden, daß das Nervensystem der vorliegenden Formen von dem andrer *Mesostoma*-Arten nicht wesentlich abzuweichen scheint. Erwähnt sei, daß bei *Mesostoma canum* sich dicht oberhalb des Hautmuskelschlauches auf der ventralen Seite ein reich entwickelter Nervenplexus vorfindet.

Von Sinnesorganen kommen bei den vorliegenden beiden Species nur die wohl ausgebildeten, in der Zweizahl vorhandenen Augen in Betracht. Bei *Mesostoma michaelseni* liegen sie dem Gehirn unmittelbar auf, bei *Mesostoma canum* erscheinen sie etwas weiter nach vorn gerückt. Die flachen Pigmentbecher bestehen aus verästelten Pigmentzellen, die dicht von schwarzbraunen Pigmentkörnchen erfüllt sind; die Kerne dieser Zellen liegen an der Außenfläche des Bechers. Der fast die ganze Höhlung des Pigmentbechers erfüllende, nach den allerdings etwas ungünstigen Präparaten anscheinend in der Einzahl vorhandene Retinakolben ist etwas breiter als lang und von brausenförmiger Gestalt. Der eigentlich lichtpercipierende, der Wandung des Pigmentbechers zugewandte Teil, die polsterförmige Stiftchenkappe, besteht aus deutlichen, bei *Mesostoma michaelseni* 7,5 μ, bei *Mesostoma canum* sogar 18 μ langen Stiftchen, die sich nur in ihrem proximalen Teile etwas mit Eosin färben. Der in das Gehirn eintretende Stiel des Retinakolbens ist von geringer Länge (etwa 50 μ). Eine sichere Verbindung mit einer Zelle ließ sich nicht nachweisen, doch sei erwähnt, daß bei *Mesostoma canum* am Rande des

---

[1] GRAFF (7), S. 2126.

[2] LUTHER, l. c., S. 54.

Pigmentbechers, nahe der Austrittstelle des stielartigen Teiles des Retinakolbens, ein relativ sehr ansehnlicher Kern gelegen ist, der der Sehzelle zugehören dürfte.

Schließlich sei noch auf die Ähnlichkeit der Augen der vorliegenden Formen mit denjenigen von *Mesostoma craci* O. Schm. nach Böhmig[1] hingewiesen.

Über die Excretionsorgane der beiden hier bearbeiteten *Mesostoma*-Species können keine Mitteilungen gemacht werden; dasselbe gilt auch für das später zu beschreibende *Plagiostomum hartmeyeri*.

Die Hoden stellen bei *Mesostoma canum* zwei lange, an ihrer lateralen und ventralen Fläche gelappte Schläuche dar und zeigen ein ähnliches Verhalten, wie Luther[2] für *Mesostoma ehrenbergi* (Focke) angegeben hat. Allerdings muß hervorgehoben werden, daß die Lappenbildung hier durchaus nicht so reich ist, wie bei der genannten Form. Die beiden Vasa deferentia entspringen an der Medianseite, ungefähr in der Mitte des Organs.

Bei *Mesostoma michaelseni* finden sich zahlreiche eiförmige, meist etwas gelappte Hodenfollikel, von denen bisweilen zwei bis drei durch ansehnliche Verbindungsbrücken miteinander anastomosieren. Die beiden Vasa deferentia gehen aus der Vereinigung der zarten Vasa efferentia hervor.

Die Hoden von *Mesostoma canum* beginnen in der Nähe des Gehirns und ziehen bis in das Ende des dritten Körperviertels; zuweilen reichen sie sogar noch ein Stück weiter caudad. Bei *Mesostoma michaelseni* treten sie erst in der Pharyngealregion auf und erstrecken sich bis in das äußerste Hinterende. Die Lage der Hoden kann im allgemeinen als eine dorsale bezeichnet werden, stellenweise greifen sie aber auch auf die Ventralseite über. An jenen Schnitten, wo Hoden und Dotterstöcke gleichzeitig auftreten, schieben sich bei *Mesostoma michaelseni* letztere über erstere hinweg; *Mesostoma canum* verhält sich in dieser Beziehung gerade entgegengesetzt. Die Hoden besitzen eine dünne Tunica propria mit kleinen platten Kernen, die sich auf die Vasa deferentia fortsetzt. Stets liegen die reifen Spermien und die Spermatiden central, die übrigen Bildungsstadien hingegen mehr peripher.

Die im Mittel etwa 15 μ weiten Vasa deferentia lassen sich wegen ihrer zarten Wandung nur schwierig verfolgen und werden erst dort deutlich sichtbar, wo sie, von Spermien dicht erfüllt, die sogenannten falschen Samenblasen bilden. Während bei *Mesostoma canum* die Vasa deferentia (Fig. 5, *vd*) getrennt in den obersten Teil der Vesicula seminalis (*vs*) einmünden, nähern sie sich bei *Mesostoma michaelseni* schon in ziemlich bedeutender Entfernung vor ihrem Eintritt in die Samenblase bis fast zur Berührung, so daß man den Eindruck eines unpaaren Ganges erhält, und dies um so mehr, als eine gemeinsame Muskelhülle die beiden Gänge umgibt. Tatsächlich kommt es aber erst unmittelbar, bevor sich die Vasa deferentia in die Blase öffnen, zur Bildung eines etwa 5 μ langen, unpaaren Ductus seminalis (Fig. 7, *ds*), der durch kräftige innere Ring- und äußere Längsmuskelfasern ausgezeichnet ist. Seine Muskulatur setzt sich ein Stück weit auf die Vesicula fort.

---

[1] Böhmig (1), S. 261. T. XXI. F. 13.

[2] Luther, l. c., S. 87.

Der auf der rechten Körperseite gelegene Keimstock (Fig. 6 u. 7, *ov*) stellt bei *Mesostoma canum* ein kompaktes, eiförmiges Gebilde vor; bei *Mesostoma michaelseni* ist das von einer Tunica propria mit platten Kernen umhüllte Organ von mehr gestreckter Gestalt. Sein proximalster Abschnitt ist von einer Plasmamasse erfüllt, in die zahlreiche kleine, zuweilen in mitotischer Teilung befindliche Kerne eingestreut sind; um einige der Kerne haben sich bereits hier und da, wenn auch undeutlich, Plasmaportionen von geringer Größe abgesondert. Es schließen sich Zellen an, deren Abgrenzung zunächst noch eine wenig scharfe ist; dann folgen in distaler Richtung deutlich umgrenzte Keimzellen, deren ansehnliche Kerne nicht selten zwei ungleich große Kernkörperchen statt eines vorher nur in der Einzahl vorhandenen enthalten. Schließlich nehmen die Zellen die ganze Breite des Keimstockes ein, platten sich infolge des Druckes, den die neu entstehenden Zellen ausüben, ab und ordnen sich geldrollenförmig an. Bei den untersuchten Exemplaren zeigten acht bis neun Eizellen diese Anordnung.

Das Epithel des sich anschließenden Oviductes (*ovd*) besteht aus hohen, aber schmalen Zellen, wie solche für verschiedene Mesostomatinen von Böhmig[1] und Luther[2] beschrieben worden sind; bei *Mesostoma michaelseni*, nicht aber bei *Mesostoma canum*, ragen lamellenartige Fortsätze der Basalmembran des Oviductes zwischen die Epithelzellen, und Luther gibt dieses Verhalten als ganz allgemein für die Mesostomatinen an. Auf Schnitten erscheinen die Fortsätze der Basalmembran häufig gebogen, und zuweilen besitzen sie noch besondere Vorsprünge. Das sehr enge Lumen des Oviductes erweitert sich distalwärts etwas. Seine kräftige Muskulatur besteht aus inneren mächtigen Ring- und etwas schwächeren äußeren Längsfasern. Beide setzen sich bei *Mesostoma michaelseni* noch ein Stück auf den Keimstock fort, wo sie aber bald ihr Ende erreichen. Erwähnt sei ferner, daß im distalen Abschnitt des Oviductes in den mittleren Partien der Epithelzellen kleine, mit Eosin intensiv färbbare Körnchen gelegen waren, die in ihrer Gesamtheit geradezu den Eindruck einer körnigen Linie machten; sie scheinen aber von keiner Bedeutung zu sein. In bezug auf die Physiologie des Organs sei auf die Darstellung LUTHERS[1] verwiesen.

---

[1] Böhmig (2), S. 5. T. I. F. 3.

[2] Luther, l. c., S. 117.

Der Distalteil des Oviductes erweitert sich zu einer mehr oder weniger kugeligen, ansehnlichen Blase, dem Receptaculum seminis (Fig. 6 u. 7, *rs*); dieses hat mit dem Oviduct zusammengenommen ungefähr die Gestalt einer Retorte. Seine großen platten Epithelzellen waren in der proximalen Hälfte des Organs vollständig der Zerstörung anheim gefallen. Gegen den weiblichen Genitalkanal (*gc*) [Ductus communis][2] nehmen die Epithelzellen etwas an Höhe zu und springen an der Übergangsstelle des Receptaculum seminis in den ausführenden Gang zottenartig in das Lumen vor. Bei Doppelfärbung mit Hämatoxylin-Eosin nehmen diese Zellen einen blauen Farbton an, der an ihrem freien Rande in einem dunkleren Streifen markanter hervortritt. Überdies macht sich eine feine Längsstreifung des Plasmas bemerkbar. Das Receptaculum seminis war prall mit Spermamassen erfüllt. Während diese in dem distalen Abschnitte nicht bis unmittelbar an die Epithelzellen des Organs heranreichten, drangen, insbesondere bei *Mesostoma canum*, in den proximalen Partien der Blase zahlreiche Spermatozoen in das Epithel und sogar noch in die Zellen des Oviductes ein. Auf das Epithel folgt nach außen eine zarte, bindegewebige Basalmembran, die bei *Mesostoma michaelseni* stellenweise ziemlich regelmäßige Faltenbildungen erkennen läßt und auf Schnitten eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Spiralfaden einer Trachee aufweist. In Fig. 8 habe ich eine solche charakteristische rotviolett gefärbte Partie der

---

[1] LUTHER, l. c., S. 119.

[2] Diese Bezeichnung für die in der neueren einschlägigen Literatur [VEJDOVSKÝ (11), BÖHMIG (1), LUTHER (10), HOFSTEN (8) u. a.] fast durchgehends als Ductus communis angesprochene Ausstülpung des Atrium genitale habe ich hier im Anschluß an die von GRAFF [l. c. (7) S. 2326] neuerdings vorgeschlagene Bezeichnungsweise gewählt. Da diese aber noch nicht allgemein durchgeführt ist, füge ich den geläufigeren Namen, Ductus communis, in Klammer bei. Es sei ferner darauf hingewiesen, daß in der älteren Literatur dieser Gang in der Regel als Oviduct bezeichnet wird, obwohl er sich in histologischer Beziehung sehr wesentlich von dem eigentlichen Oviduct unterscheidet.

Basalmembran (*bm*) abgebildet. Die Muscularis des Receptaculums erscheint als Fortsetzung der Eileitermuskulatur, wozu bemerkt sei, daß die distal etwas verstärkten inneren Ringfasern gegen das Ende der Blase wieder schwächer werden. Bei *Mesostoma michaelseni* besitzen die circulär verlaufenden Muskelfasern (*rm*), bindegewebige Muskelscheiden (*msch*), die besonders an den mehr tangentialen Schnitten deutlich hervortreten. In Fig. 9 habe ich versucht, eine Darstellung dieser Bildungen zu geben. Sie machen den Eindruck scharf markierter dunkler Linien, die die einzelnen Muskelfasern umgeben; ihr Farbton zeigt im Vergleich mit demjenigen der contractilen Elemente ein durch Blau etwas nuanciertes Rot. Stellenweise hat es den Anschein, als seien diese Scheiden Fortsetzungen der Basalmembran, doch ergibt sich bei genauem Zusehen, daß zwischen diesen beiden mesenchymatösen Bildungen kein Zusammenhang besteht. Daß es sich aber tatsächlich um bindegewebige Scheiden handelt, zeigen auf das deutlichste mit VAN GIESONscher Lösung behandelte Präparate. In der Umgebung des Proximalendes des Receptaculum seminis kommen bei *Mesostoma michaelseni* ansehnliche, flache, von einem körnigen Plasma erfüllte Zellen vor, die auf den mir vorliegenden Schnitten allerdings nicht sehr deutlich hervortraten; immerhin ließ sich ihre Gestalt feststellen. Allem Anschein nach entsprechen diese Zellen den von LUTHER[1] bei den meisten der von ihm untersuchten Mesostomatinen an derselben Stelle gefundenen, mutmaßlichen Drüsen. Das Vorhandensein solcher Zellen wurde bereits 1885 von BRAUN für *Mesostoma chromobactrum, craci* und *rhynchotum*, sowie *Bothromesostoma personatum* konstatiert. Ausführungsgänge waren nicht zu erkennen.

Die Dotterstöcke zeigen einen papillösen Bau und liegen ziemlich dorsal in den seitlichen Körperpartien. Bei *Mesostoma michaelseni* beginnen sie schon im Vorderende nahe der Körperspitze und durchziehen das Tier in ganzer Länge; bei *Mesostoma canum* dagegen reichen sie nicht ganz so weit gegen die Körperenden. In der hinteren Körperhälfte der letztgenannten Form rücken die eiförmigen oder einfach rundlichen, zuweilen auch etwas gelappten Follikel ein wenig gegen die Bauchseite der Tiere. Die Gesamtzahl der Dotterstockfollikel ist eine sehr ansehnliche; im mittleren Körperdrittel treten sie weniger zahlreich auf als in den übrigen Partien. Die Länge eines Follikels beträgt im Durchschnitt etwas 80—100 μ, die Breite etwa

---

[1] LUTHER, l. c., S. 119.

40—60 μ. Jeder Follikel ist von einer zarten Tunica propria umhüllt. Die Dotterzellen bieten keinerlei Besonderheiten.

Zufolge der weitgehenden Zerreißungen in den Geweben und der besonderen Zartheit der ausführenden Gänge waren diese nur in ihrem gemeinsamen, distalen Abschnitte, dem mit Dottermaterial erfüllten Dottergange (Fig. 6 u. 7, *dg*) zu erkennen, auf den sich auch einzelne Längsfasern der Muskulatur des weiblichen Genitalkanals (*gc*) fortsetzten.

Copulationsapparate. *Mesostoma canum.* Über die Beziehungen des Atrium genitale zur Pharyngealtasche sind schon früher[1] einige Bemerkungen gemacht worden; es liegt mithin zwischen den in Fig. 5 und 6 mit γ und δ bezeichneten Punkten und befindet sich, wie auch schon hervorgehoben wurde, allem Anschein nach nicht in ganz normaler Lage, sondern ist vermutlich etwas vorgestülpt. Eine Scheidung des Vorraumes in ein Atrium genitale commune (*atgc*), ein Atrium masculinum (*atm*) und ein Atrium femininum (*atf*) erscheint wohl möglich, und zwar möchte ich jene kanalartige Partie, die dicht unterhalb der Einmündungsstelle der beiden Uteri (*ut*) beginnt und bis zum weiblichen Genitalkanal (*gc*) [Ductus communis] bzw. dem Beginne des Stieles der Bursa copulatrix (*bg*) reicht, als Atrium femininum und den Raum, der zwischen der mit ** bezeichneten Stelle und γ gelegen ist, als Atrium masculinum ansprechen. Als Atrium genitale commune käme lediglich die mit *atgc* bezeichnete, wenig geräumige Partie in Betracht.

Der gemeinsame Vorhof ist in großer Ausdehnung von einem hohen drüsigen Cylinderepithel (Fig. 4, *drep*), dessen Zellen eine Höhe von 62 μ und darüber erreichen können, ausgekleidet. Dasselbe gilt auch für den männlichen Vorhof (Fig. 3 u. 4, *atm*), dessen Epithelzellen, wie Fig. 4 zeigt, von bedeutender Größe sind. Nicht unerwähnt möge bleiben, daß LUTHER[2] ähnliche Befunde für *Bothromesostoma personatum* (O. Schm.) und *essenii* M. Braun, sowie *Rhynchomesostoma rostratum* (Müll.) verzeichnet. Im männlichen Vorhof treffen wir ausschließlich kubisches Epithel an. Die im allgemeinen bei der vorliegenden Form ziemlich schlecht erhaltenen cylindrischen Epithelzellen besitzen ein feinkörniges Plasma, in dessen basalem Teile der ansehnliche, runde Kern gelegen ist, der nicht selten einen Durchmesser von etwa 16 μ erreicht. Die in diesen Zellen auftretenden Secretkörnchen sind eosinophil, doch findet sich in einer mittleren

---

[1] Vgl. S. 344.

[2] LUTHER, l. c., S. 134.

Zellgruppe ein schwach cyanophiles Secret vor. Unter dem Epithel liegt die Basalmembran, an die sich Ring- und nach außen Längsfasern anschließen: die letzteren setzen sich auf das männliche Copulationsorgan fort. Außerdem heften sich Retractormuskeln, die zur dorsalen Körperwand ziehen, an die Wandung des Atriums an. Auch einzelne, nach hinten verlaufende, mächtige contractile Fasern beginnen am Vorhof und dürften ebenfalls als Retractoren in Betracht kommen. — In bezug auf den Mechanismus bei der Ausstülpung des Atrium genitale und der Copulationsorgane verweise ich auf die Darstellung Luthers[1].

Der Penis im engeren Sinne stellt bei dieser Form, wie insbesondere Fig. 4 deutlich erkennen läßt, eine außerordentlich kleine Papille (*pap*) dar, die nur eine Länge von etwa 107 *μ* bei einer Breite von etwa 30 *μ* erreicht. An dem männlichen Copulationsapparat unterscheiden wir einen ansehnlichen blasenförmigen Teil, die Vesicula seminalis (*vs*), an die sich ein enger (mittl. d = 2,84 *μ*) Ductus ejaculatorius (*de*) anschließt, der durch die früher erwähnte Papille ausmündet (Fig. 5). Die Außenfläche der Papille wird von einem wenig gut erhaltenen Epithel (Fig. 4, *pep*) bedeckt, unter dem, getrennt durch eine zarte Basalmembran, eine dünne Muskelschicht[2] (*rm*, *lm*) gelegen ist, deren Anordnung sehr schwierig analysiert werden kann. Sie stellt jedenfalls eine Fortsetzung der Muskulatur des Atriums dar, die aber ihrer Hauptmasse nach, wie Fig. 4 zeigt, nicht in die Papille eintritt, sondern über diese hinwegzieht. Die überaus kräftige Muscularis des Ductus ejaculatorius wird wenigstens ihrer Hauptmasse nach von der Muskulatur des Atrium genitale gebildet, die sich ganz unmittelbar auf den Ausspritzungskanal fortsetzt. An der Eintrittsstelle des Ductus ejaculatorius in die Penispapille zeigen die inneren Ringmuskeln eine leichte Verstärkung.

Die Vesicula seminalis stellt eine ansehnliche, nahezu kugelige Blase mit einem Durchmesser von etwa 418 *μ* dar, die von einer Tunica propria umgeben wird. Die mächtige Muskulatur des Ausspritzungskanals geht unter allmählicher Dickenabnahme auf die Samenblase über. Die Blasenmuskulatur besteht aus zwei Schichten von Fasern, bei denen die inneren meridional, die äußeren dagegen äquatorial angeordnet sind. Die Drüsenzellen, die jene Partie der Blase, die sich unmittelbar an den Ductus ejaculatorius anschließt, auskleiden, enthalten ein grobkörniges eosinophiles Secret, das allem Anschein nach in den Zellen selbst gebildet und den Spermamassen, die die Blase ausfüllen, beigemischt wird.

---

[1] Luther, l. c., S. 114.

[2] Von der Eintragung der Muskeln und Drüsenausführungsgänge wurde in den schematischen Figuren des Copulationsapparates der beiden Mesostomatinen zum Zwecke größerer Übersichtlichkeit Abstand genommen.

Bevor mit der Beschreibung der einzelnen Teile des weiblichen Copulationsapparates begonnen wird, sei darauf verwiesen, daß der Oviduct und das Receptaculum seminis, im Anschluß an die Schilderung der Keimstöcke beider in dieser Arbeit behandelter *Mesostoma*-Species bereits auf S. 348 u. f. besprochen wurden, da bei einer für jede Art gesonderten Darstellung dieser nahezu völlig übereinstimmend gebauten Organe häufige Wiederholungen unvermeidlich gewesen wären.

Anknüpfend an das dort Gesagte möge hier zuerst der weibliche Genitalkanal[1] (Ductus communis, Fig. 6, *gc*) Erwähnung finden. Dieser etwa 230 *μ* lange Gang stellt die Verbindung zwischen dem Receptaculum seminis, an dessen ventrale Wand er angesetzt erscheint, und dem Atrium femininum her. Bei seinem Austritt aus dem Receptaculum besitzt er eine Weite von etwa 35 *μ*, doch verschmälert er sich bald auf einen Durchmesser von bloß 17 *μ*. In seinen distalen Teil öffnet sich von oben her der Dottergang (*dg*), diesem gegenüber münden die von der Ventralseite kommenden Schalendrüsen (*sdr*) ein. Das Epithel des Atrium femininum setzt sich auf den Genitalkanal fort, wozu ich bemerken möchte, daß die Zellen des proximalen Abschnittes etwas gegen das Lumen des Ganges vorgewölbt erscheinen. An einigen gut erhaltenen Stellen zeigte das Plasma der Epithelzellen eine feine Längsstreifung. An das Epithel schließt sich eine Basalmembran an, auf die eine aus inneren Ring- und äußeren Längsfasern bestehende kräftige Muscularis folgt.

Der oben erwähnte Dottergang (*dg*) verengt sich unmittelbar vor seiner Einmündung in den Genitalkanal. Infolge der weitgehenden Zerreißungen in den Geweben ließ er sich nur ein kurzes Stück in dorsocaudader Richtung verfolgen, dann verschwand er in dem umgebenden Mesenchym; infolgedessen konnte auch in Fig. 6 nur sein Endabschnitt eingetragen werden. Wenn auch die sichere Verbindung dieses Ganges mit den Dotterstöcken, bzw. deren Ausführgängen, nicht nachgewiesen werden konnte, so ergibt sich seine Bedeutung doch mit größter Wahrscheinlichkeit aus dem Vorhandensein von Dottermaterial in seinem Lumen.

---

[1] Vgl. S. 349, Anmerkung 2.

Die ventral vom Genitalkanal gelegenen, in zwei Büscheln angeordneten Schalendrüsen (*sdr*) sind von unregelmäßiger, gestreckt birnförmiger Gestalt; ihre mit einem grobkörnigen erythrophilen Secret erfüllten Ausführungsgänge treten etwas schräg von unten her und seitlich in den Genitalkanal ein.

Gegenüber der Verbindungsstelle des Genitalkanals mit dem Atrium femininum öffnet sich der von der Dorsalseite kommende Stiel (*bg*) der Bursa copulatrix (*bc*) in den Vorhof. Dieser außerordentlich lange ansehnliche Gang zeigt an seinem distalen Ende eine nach vorn gerichtete Ausbuchtung (Fig. 6), der aber keine besondere Bedeutung beizumessen sein dürfte.

Die bis nahe an die dorsale Körperwand heranreichende Bursa copulatrix stellt eine mächtige etwa 605 μ lange und 410 μ hohe Blase dar. Bei dem mir vorliegenden Exemplar waren an einigen wenigen Stellen der Wandung noch Reste eines in Zerfall begriffenen Epithels zu erkennen, während in den übrigen Partien die kräftige, etwa 2 μ dicke Basalmembran gegen das Lumen hin bereits die oberflächlichste Lage einnahm. Auch in dem Stiele war das Epithel nur mehr an wenigen Stellen erhalten. Dieser Befund steht in Übereinstimmung mit dem, was Luther[1] für das Epithel der Bursa copulatrix der von ihm untersuchten Mesostomatinen angibt. Er sagt darüber: »Bei vielen Formen läßt sich bei jungen, copulationsreifen, aber noch jungfräulichen Tieren in der Bursa ein Epithel mit deutlichen Kernen erkennen. Später wird dieses Epithel stark vacuolisiert und geht zugrunde, wonach die darunter liegende Basalmembran die oberflächlichste Stelle einnimmt.« Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß das vorliegende Exemplar kurz nach der Copulation konserviert wurde, da noch Reste des Bursaepithels vorhanden waren. Die Muskulatur der Blase scheint nur aus zarten Ringfasern zu bestehen.

Der die Bursa mit dem Atrium femininum verbindende Stiel besitzt nach außen von der Basalmembran sehr kräftige Ringmuskeln, deren einzelne Bündel sogar in vier bis fünf Lagen übereinander angeordnet sein können. Manchmal zeigen sie allerdings einen etwas schwächeren Verlauf. Zwischen die Ringmuskeln hinein ragen radiäre, von der Basalmembran ausgehende Muskelfäserchen, die in alle Richtungen strahlen und deren Kontraktion natürlich eine Erweiterung des Lumens hervorrufen wird. Nach innen von den Ringmuskeln scheint eine Schicht dünner, longitudinaler Fasern zu verlaufen.

---

[1] Luther, l. c., S. 108.

Das Innere der Bursa ist von einer körnigen, stellenweise faserigen, blau gefärbten Masse erfüllt, über deren Herkunft oder Bedeutung ich keine Angaben machen kann.

Über den Mechanismus der Vorstülpung der Copulationsorgane bei der Begattung vergleiche man die Darstellung LUTHERS[1].

Die paarigen, einfach schlauchförmigen, caudad gerichteten Uteri (Fig. 6, *ut*) entspringen ventral und etwas seitlich, wie bereits erwähnt, an der Grenze von Atrium femininum und Atrium genitale commune. Bei dem mir vorliegenden Individuum waren sie anscheinend noch nicht voll entwickelt und enthielten keine Eier. Ihre schlanken, mit flachen Kernen ausgestatteten Zellen besitzen im proximalen Teile des Organs eine geldrollenförmige Anordnung, während im distalen Teile zahlreiche kleine Kerne in eine Plasmamasse eingebettet liegen, in der die Zellgrenzen nur sehr undeutlich wahrzunehmen sind. Die Muskulatur setzt sich aus einer Ring- und einer Längsmuskelschicht zusammen, von denen die letztere jedoch nur aus verhältnismäßig wenigen und weit voneinander liegenden Fasern besteht. An das distale Ende der Uteri setzen sich radiär gestellte Muskeln an, die als Dilatatoren zu bezeichnen wären.

Mesostoma michaelseni. Die Betrachtung der in Fig. 7 gegebenen schematischen Darstellung des Copulationsapparates zeigt, daß die Trennung von Mund und Genitalporus bei der vorliegenden Form, wenigstens nach den beiden untersuchten Individuen zu schließen, keine ganz vollständige ist, da die mit γ bezeichnete, schmale Falte nicht bis unmittelbar an die Bauchseite herabreicht. Man könnte also in diesem Sinne von einem den beiden Körperöffnungen gemeinsamen, allerdings äußerst seichten Vorraume sprechen, an den sich ein gut abgegrenztes Atrium genitale commune (*atgc*) und eine ebenso selbständige Pharyngealtasche (*pht*) unmittelbar anschließen. Allerdings wäre es möglich, daß bei normalen, nicht kontrahierten Tieren durch diese Falte (γ) eine vollständige Trennung der beiden Poren durchgeführt wird. In Ermangelung eines für diese Zwecke entsprechenden Untersuchungsmateriales muß diese Frage offen bleiben.

Das mit dem eigentlichen Genitalporus (*pg*) beginnende Atrium genitale commune stellt einen ansehnlichen, nahezu gleich weiten, in seinem dorsalen Teil etwas unregelmäßig gestalteten Raum dar, in den von oben her das durch eine Falte abgegrenzte, kleine Atrium masculinum (*atm*) und von rückwärts das größere Atrium femininum (*atf*) einmünden. In die letztgenannten beiden Abschnitte öffnen sich alle ausführenden Teile des Genitalapparates, dessen centrale Partien ihre Entstehung vom Atrium herleiten. Die Übergangsstelle des nach unten hin sich etwas verjüngenden männlichen Vorhofes in das gemeinsame Atrium wird von einer markanten, annähernd horizontal gestellten Falte (*hf*) umgeben; in den weiblichen Vorhof münden von der Dorsalseite her der Stiel der Bursa copulatrix (*bg*) und diesem gegenüber von rückwärts der weibliche Genitalkanal[1] (*gc*) [Ductus communis] mit dem Dottergang (*dg*) und den Schalendrüsen (*sdr*); etwas mehr ventral öffnen sich die beiden ansehnlichen Uteri (*ut*) in das Atrium. Die dorsale Wandung des Atrium femininum stülpt sich zwischen dem Stiel der Bursa und dem Genitalkanal in Form eines unbedeutenden, schräg nach hinten gerichteten Blindsackes (*di*) aus, an dem keinerlei histologische Besonderheiten zu beobachten sind.

---

[1] LUTHER, l. c., S. 114.

Das Atrium genitale commune wird von einem aus schlanken, im Maximum etwa 60 μ hohen, cylindrischen Zellen bestehenden Drüsenepithel ausgekleidet. Das Plasma dieser in ihrem Distalteile nicht selten keulenförmig verbreiterten, mit eiförmigen, ein bis zwei exzentrische Nucleolen führenden Kernen ausgestatteten Zellen erscheint meist etwas vacuolisiert. An den annähernd kubischen Epithelzellen, die den männlichen Vorhof auskleiden, waren die Zellgrenzen nicht immer deutlich zu unterscheiden. Das Epithel des weiblichen Vorhofes besteht aus kubischen bis nieder cylindrischen Zellen, die im übrigen den für das Atrium commune beschriebenen vollständig gleichen. Die ansehnlichen, nicht selten $^1/_3$ der ganzen Zellhöhe einnehmenden, rundlichen Kerne besitzen aber hier zumeist nur einen großen, intensiv färbbaren Nucleolus. Auf das Epithel folgt eine deutliche Basalmembran, an diese schließt sich eine im allgemeinen zarte, im Atrium genitale commune aber etwas verstärkte, aus inneren Ring- und äußeren Längsfasern bestehende Muskulatur an. Außerdem ziehen noch einzelne radiäre Muskeln vom Atrium zur ventralen Körperwand. Am Atrium masculinum beginnen ferner Muskeln, die in verschiedenen Richtungen zu den ventralen Partien des Atrium genitale commune verlaufen. Die hintere Wand des Vorhofes wird insbesondere in der Umgebung der Geschlechtsöffnung, von den Ausführungsgängen cyanophiler, ventral gelegener Drüsen (Fig. 7, *cdr*) durchbohrt.

Die Vesicula seminalis (*vs*), deren Durchmesser etwa 215 μ

---

[1] Vgl. S. 349, Anmerkung 2.

beträgt und in deren vordere Hälfte, etwas seitlich und dorsal, sich die beiden Vasa deferentia mittels eines gemeinsamen, kurzen Ductus seminalis (*ds*) öffnen, geht an ihrer ventralen Seite in einen sehr unscheinbaren, kegelförmigen, etwa 17 μ hohen Penis (*pe*) über, der in Form einer kurzen Papille in das Atrium masculinum vorspringt. In seinem oberen Teile ist der Ductus ejaculatorius (*de*) verhältnismäßig weit, im distalen dagegen sehr eng.

Ausgekleidet wird die Samenblase von einem, nur an wenigen Stellen noch deutlich erkennbaren, im Mittel etwa 8 μ hohen Epithel, in dem Zellgrenzen nicht wahrzunehmen sind. Die schwach tingierbaren, rundlichen Kerne von etwa 5 μ Durchmesser liegen in den basalen Partien des zart rötlich gefärbten Plasmas, in dem außerdem vereinzelt rundliche oder ovale, scharf umschriebene Gebilde zu erkennen sind, die möglicherweise degenerierte Zellkerne vorstellen. Die Wandung der Blase springt in der Umgebung der Einmündungsstelle des Ductus seminalis etwas gegen das Lumen vor. Die Zellen erreichen hier eine Höhe von etwa 12 μ, der Durchmesser der zugehörigen Zellkerne beträgt etwa 6 μ. Auf das Epithel folgt eine zarte Basalmembran. Die aus einer inneren Ring- und einer äußeren Längsfaserschicht bestehende, nicht besonders kräftig ausgebildete Muskulatur zeigt in der ventralen Hälfte der Vesicula eine, im Verhältnis zu der dorsalen, etwas bedeutendere Dicke.

Das Lumen der Blase wird von einem ansehnlichen Spermaballen eingenommen. Dieser erscheint besonders in der vorderen Hälfte der Vesicula von kleineren und größeren Bezirken eines stark eosinophilen Kornsecretes unterbrochen. Die Bildungszellen (*ksdr*) dieser Secretmassen sind in der zwischen Vesicula seminalis, Bursa copulatrix und Pharyngealtasche gelegenen Körperpartie angehäuft. Ihre Ausführungsgänge ziehen gruppenweise zu einem unmittelbar über der Eintrittsstelle des Ductus seminalis in die Samenblase befindlichen Felde und entleeren an dieser Stelle ihr Secret in das Organ. Die Hauptmasse dieses Secretes häuft sich in den medialen und vorderen Partien der Vesicula an; an dieser Stelle finden wir eine etwa kegelförmige Bildung, deren Basis dorsal, deren Spitze ventral gerichtet ist. Dieses Gebilde besteht aus Balken und Lamellen, die Fortsetzungen der Blasenwand darstellen. Zwischen den Balken und Membranen sammelt sich nun das Secret an und gelangt von hier allem Anschein nach durch den Penis in den mit *ksb* bezeichneten Teil des Atrium masculinum, in dem es sich zunächst anzuhäufen scheint. Wir finden mithin hier, wie das bei den meisten andern Formen unter den Mesostomatinen auch der Fall ist, das Kornsecret nicht untermischt mit dem Sperma, sondern, wenigstens seiner Hauptmasse nach, in einer bestimmten Partie der Blase in charakteristischer Weise angeordnet. In den an den männlichen Vorhof sich anschließenden Partien des gemeinsamen Genitalatriums ließen sich noch kleinere Anhäufungen von Kornsecret nachweisen. Auch in dem Lumen des Ausspritzungskanals fanden sich unbedeutende Mengen des Secretes.

Die verschiedenen Gewebeschichten, die die Wandung der Vesicula seminalis bilden, formen auch den Ductus ejaculatorius, bzw. die Penispapille.

Aus demselben Grunde, der bereits auf S. 353 für *Mesostoma canum* bei der Besprechung der einzelnen, dem weiblichen Geschlechtsapparate zugehörigen Teile angeführt wurde, soll auch für *Mesostoma michaelseni* mit der Beschreibung des weiblichen Genitalkanals[1] (*gc*) [Ductus communis] begonnen werden. Dieser ansehnliche, die Verbindung zwischen Receptaculum seminis (*rs*) und Atrium femininum (*atf*) herstellende Gang öffnet sich, nachdem er unmittelbar vorher den von der Dorsalseite kommenden Dottergang (*dg*) und die diesem gegenüber, nur etwas mehr distal einmündenden Ausführungsgänge der ventral gelegenen, ein erythrophiles Secret enthaltenden Schalendrüsen (*sdr*) aufgenommen hat, in die hintere Wand des weiblichen Vorhofes. Distalwärts verengt sich das Lumen des stellenweise Sperma enthaltenden Ganges. Der Genitalkanal wird von einem Pflasterepithel ausgekleidet, an dem da und dort Reste von Cilien vorhanden zu sein schienen und in dessen basalen Partien die rundlichen Kerne gelegen sind. Auf das Epithel folgt eine zarte Basalmembran, an die sich eine aus inneren Ring- und äußeren Längsfasern bestehende, kräftige Muscularis anschließt. Diese setzt sich auch ein kleines Stück auf den distalen Abschnitt des in den Genitalkanal einmündenden Dotterganges fort, wobei zu bemerken ist, daß sich die Längsmuskeln noch etwas weiter proximalwärts verfolgen lassen als die Ringmuskeln.

Dieser etwa 20 μ weite Gang ließ sich an den mir zur Verfügung stehenden Schnitten von seiner Eintrittsstelle in den Genitalkanal nur ein Stück in dorsaler Richtung verfolgen, da er sich alsbald infolge des Kollabierens seiner Wandungen in dem umgebenden Mesenchymgewebe zu verlieren scheint, weshalb sein Zusammenhang mit den Dotterstöcken nicht beobachtet werden konnte. Die Gründe, die mich bestimmen, diesen Gang als Dottergang aufzufassen, sind dieselben, die bereits bei *Mesostoma canum* (S. 353) angegeben wurden. In sein plattes, äußerst schwach tingierbares Epithel erscheinen nur hier und da unansehnliche Kerne eingelagert.

---

[1] Vgl. S. 349, Anmerkung 2.

Die ansehnliche Bursa copulatrix (*bc*, mittlerer Durchmesser = 285 μ) zeigt in ihrem Bau im wesentlichen dieselben Verhältnisse, wie sie früher für *Mesostoma canum* geschildert wurden. Von der ventralen Fläche der Bursa entspringt der etwa 205 μ lange, in seiner mittleren Partie etwas erweiterte Ausführungsgang, der dicht vor der Einmündungsstelle des Genitalkanals sich in das Atrium femininum öffnet. Seine Muskulatur, besonders die Längsfasern sind, wie wir das ganz allgemein finden, im Gegensatz zu der Blasenmuskulatur außerordentlich kräftig entwickelt. Außerdem heften sich an den Gang schräg zur Ventralseite verlaufende Muskeln an, durch deren Kontraktion er einerseits erweitert, anderseits dem Genitalporus genähert wird. Es dürften daher diese Fasern bei der Copulation sehr wesentlich in Betracht kommen. Das Epithel besteht aus kubischen Zellen, in deren basalen Teilen wohl erhaltene, rundliche oder ovale, einen markanten Nucleolus enthaltende Kerne gelegen sind. Bezüglich des Inhaltes der Bursa copulatrix ergibt sich dasselbe Verhalten wie bei *Mesostoma canum*.

Die beiden einfach schlauchförmigen, ansehnlichen Uteri (*ut*) entspringen, etwas seitlich und der Ventralseite sehr genähert, an der hinteren Wand des Atriums, von wo sie unter allmählicher Erweiterung ihres Lumens ziemlich gerade nach rückwärts ziehen. Die hohen, schmalen, mit ihren freien Enden sich berührenden und häufig einander überragenden Zellen des an das Atrium angrenzenden Uterusabschnittes zeigen eine geldrollenförmige Anordnung und besitzen stark abgeplattete Kerne. Der proximale, die Eier beherbergende Teil des Uterus ist dagegen von einem äußerst platten Epithel ausgekleidet. Vom Atrium her setzen sich circulär und longitudinal verlaufende Muskelfasern auf den Distalteil des Organs fort. Während erstere den Uterus nur ein kleines Stück weit begleiten, lassen sich die zarten Längsmuskeln auch noch in den mehr proximalen Partien beobachten. Außerdem umstellen zarte, radiär angeordnete Dilatatoren das distale Ende des Organs.

Der proximale Uterusabschnitt der im Monat August konservierten Tiere enthielt eine größere Anzahl von hell braunrot gefärbten, hartschaligen Eiern, die annähernd die Gestalt einer konkavkonvexen Linse zeigten. Mit Rücksicht darauf, daß es sich um Eier handeln, die den Einflüssen von Reagenzien ausgesetzt waren, ist es natürlich wohl möglich, daß die konkav-konvexe Gestalt durch diese bedingt worden ist; es sei aber darauf hingewiesen, daß nach Bresslau[1] auch die im lebenden Tiere befindlichen hartschaligen Eier zuweilen derartige Formen zeigen.

Anatomie von Plagiostomum hartmeyeri Weiss.

(Taf. XV, Fig. 10—13.)

Das Epithel bietet ein eigentümliches Bild. Das Plasma der Zellen selbst, die nur wenig scharf voneinander abgegrenzt sind, ist fast farblos, oder zeigt höchstens einen leicht rötlichen Ton infolge der Eosinfärbung. Dagegen treten stäbchenartige, dicht nebeneinander liegende Gebilde, die sich mit Hämatoxylin außerordentlich intensiv färben, so scharf hervor, daß man auf den ersten Blick meinen könnte, es handle sich um die stark überfärbten Zellen selbst (Fig. 10, *rh*). Diese Stäbchen werden zum Teil sicherlich in birnenförmigen Zellen gebildet, die dicht unterhalb des Hautmuskelschlauches gelegen sind, zum Teil dürften sie aber in den Epithelzellen selbst entstehen, da die im Mesenchym befindlichen Bildungszellen im Vergleich zur Menge der Rhabditen in nur spärlicher Anzahl vorhanden sind. Die im Mesenchym gebildeten Stäbchen gelangen auf dem Wege von plasmatischen Bahnen zum Epithel, und häufig findet man unmittelbar unter der Basalmembran (*bm*) Gruppen von Rhabditen, die im Begriffe sind, in die Epithelzellen einzutreten. In einer später bei den Sinnesorganen ausführlicher zu beschreibenden ventralen Region vor dem Gehirn führen die Epithelzellen keine Stäbchen; es ist hier zur Ausbildung einer Wimperrinne gekommen. Die oberflächlichen Partien der Epithelzellen sind nicht besonders gut erhalten, Cilien lassen sich nicht erkennen und ebensowenig Basalkörperchen; Kerne dagegen sind ab und zu nachweisbar, sie liegen dicht über der Basalmembran, deren Dicke etwa 1,2 μ beträgt.

Der Hautmuskelschlauch besteht aus einer äußeren zarten Ring- und einer sich unmittelbar daran anschließenden inneren Längsmuskelschicht. Diagonalfasern scheinen zu fehlen.

Von der ebenfalls sehr schwach ausgebildeten Körpermuskulatur bemerkte ich im Vorder- und Hinterende sehr zarte, dorsoventrale Fasern in geringer Zahl. Diese durchsetzen besonders das Kopfdrüsenlager, fehlen aber auch in den mittleren Körperpartien nicht vollständig.

---

[1] Bresslau (4), S. 288, 289.

Zwischen Basalmembran und Hautmuskelschlauch findet sich bei der vorliegenden Form eine geringe Menge eines gelbbraunen, körnigen Pigments (Fig. 10, *p*) und nur im Vorderende, unmittelbar hinter den Augen, bildet es jene größere Querbinde, die bereits auf S. 339 erwähnt wurde. Einzelne Züge und Stränge von Pigment setzen sich auch in die Gehirnsubstanz fort, und begleiten einige der aus dem Gehirn austretenden Nerven.

Abgesehen von den dem Pharynx und dem Copulationsapparat zugehörigen Drüsen ist das vorliegende *Plagiostomum* sehr reich an Hautdrüsen. Es treten außer den bereits auf S. 360 erwähnten Rhabditenbildungszellen, die wir mit Böhmig[1] als Hautdrüsen im engeren Sinne auffassen können, noch lokalisierte Kopf- und Schwanzdrüsen auf. Jene ergießen ihr feinkörniges, stark eosinophiles Secret auf einem unmittelbar vor der später zu besprechenden Wimperrinne gelegenen ventralen Drüsenfelde nach außen. Die Ausführungsgänge der rundlichen oder birnförmigen Drüsenzellen sind meist zu größeren oder kleineren Gruppen vereinigt. In den seitlichen Partien der vorderen Körperhälfte finden sich überdies noch Drüsenzellen, deren Secret sich etwas dunkler rot färbt als dasjenige der Kopfdrüsen und deren Ausführungsgänge zur Rückenfläche des Vorderendes ziehen. Die meist birnförmigen, ebenfalls ein eosinophiles Secret liefernden Schwanzdrüsen münden teils in der Nähe des Genitalporus, teils subterminal aus. Bezüglich der histologischen Details dieser Zellen sowie ihres Verhaltens während der Secretbildung sei auf die eingehende Darstellung Böhmigs[2] verwiesen.

Schließlich möge noch erwähnt werden, daß in der vor dem Pharynx befindlichen Körperpartie, sowie teilweise noch in seiner Umgebung eine von den Ausführungsgängen der Kopfdrüsen durchsetzte, leicht rot gefärbte Plasmamasse gelegen war, die durch ein System zarter, dunkler Linien in kleine rundliche Bezirke zerlegt erschien. In diese sind zahlreiche Kerne, deren Durchmesser etwa 3,6—6,6 μ beträgt, eingebettet. Allem Anschein nach handelt es sich hier um jenes Gebilde, das Böhmig[3] bei *Vorticeros auriculatum* (Müll.), *Plagiostomum girardi* (O. Schm.), *reticulatum* (O. Schm.) und *sulphureum* Graff gefunden hat und aus dem vermutlich ein Teil, wenn nicht die Gesamtheit, der Kopfdrüsen ihren Ursprung nehmen. Übergänge von solchen abgegrenzten Plasmaportionen in typische Drüsenzellen, ließen sich an dem vorliegenden Exemplar allerdings nicht erkennen.

---

[1] Böhmig l. c. (1), S. 210.
[2] Böhmig, l. c. (1) S. 211.
[3] Böhmig, l. c. (1) S. 215.

Der annähernd tonnenförmige Pharynx ist ein Pharynx variabilis (Graff), dessen Länge ungefähr dem fünften Teil der Gesamtlänge des Tieres entspricht.

Die subterminal gelegene Mundöffnung ist von der vorderen Körperspitze fast genau ebenso weit entfernt (105 μ) als der Genitalporus vom Hinterende (110 μ). Sie führt in eine Schlundtasche, deren Länge[1] im vorliegenden Falle etwa 225 μ beträgt. Die Anheftungsstelle der Pharyngealtasche an den Pharynx ist annähernd halb so weit vom Darm- als vom Pharynxmunde entfernt. Das die Pharyngealtasche auskleidende, wenig gut erhaltene Epithel ließ weder Zellgrenzen noch Kerne erkennen. Auf dasselbe scheint nach innen eine aus Längs- und Ringfasern bestehende, nicht sehr kräftige Muscularis zu folgen. Im Hinblick auf diese Schichtenfolge ergibt sich eine Übereinstimmung mit *Plicastoma bimaculatum* (Graff), da Böhmig[2] für diese Form dieselbe vom allgemeinen Typus abweichende Aufeinanderfolge dieser Muskelschichten angegeben hat.

Der Pharynx wird von einem kubischen Epithel mit sehr undeutlichen Zellgrenzen bedeckt; Kerne waren darin nicht zu erkennen. In jenem Teil des Pharynx, der frei in die Schlundtasche ragt, finden wir unterhalb des Epithels eine recht ansehnliche Schicht von Längsmuskeln, an die sich eine nicht minder kräftige Lage von Ringfasern anschließt. Beide Muskelschichten nehmen aber an jener Stelle, an der die Pharyngealtasche aufhört und das Organ von dem umgebenden Gewebe umschlossen wird, an Mächtigkeit sehr bedeutend ab. Zugleich tritt ein Wechsel der Schichten ein, so daß jetzt zu äußerst die Ringmuskeln auftreten. Die innere, das Lumen des Pharynx umgebende Muskulatur besteht allerorten aus Ring- und Längsfasern, von denen jene etwas schwächer ausgebildet sind als diese. In dem zwischen der äußeren und inneren Pharynxmuskulatur befindlichen Gewebe finden sich spärliche, an ihren Enden etwas verästelte Radiärmuskeln. Drüsenzellen scheinen dagegen an dieser Stelle zu fehlen. Man bemerkt nur die Ausführungsgänge seitlich und dorsal vom Schlundkopf gelegener Speicheldrüsen, die in das Lumen des Pharynx münden.

Der sackförmige, etwas unregelmäßig gestaltete Darm reicht bis unmittelbar hinter die Samenblase. In jenen Körperpartien, in denen er sich ungehindert durch den Geschlechtsapparat entfalten kann, nimmt er etwa $^1/_3$ des Gesamtvolumens ein. Die hohen, kolbenförmigen, in ihren basalen Partien bedeutend verschmälerten Epithelzellen sind von zahlreichen Körnchen erfüllt, die häufig eine gelbliche oder bräunliche Farbe besitzen. Sie liegen ebenso wie die Kerne meist in den basalen Partien der Zellen. Diese Körnchen dürften möglicherweise Excretionsprodukte darstellen, wie es Böhmig[1] für *Plagiostomum girardi* und *Pseudostomum klostermanni* (Graff) wahrscheinlich macht. Da ich aber in dem vorliegenden Falle diese Körnchen nur im Darm und nicht auch, wie Böhmig bei den genannten Formen, im Mesenchym und Epithel antraf, muß ich ihre Bedeutung bis zu einem gewissen Grade noch dahingestellt sein lassen.

---

[1] Damit ist die Entfernung der Mundöffnung von der Anheftungsstelle der Pharyngealtasche an den Schlundkopf gemeint. Man vergleiche übrigens diesbezüglich bei Böhmig, l. c. (1), S. 216.

[2] Böhmig, l. c. (1), S. 218.

Schließlich möchte ich vereinzelt zwischen den typischen Darmzellen auftretende, ovale kleine Zellen mit verhältnismäßig großen Kernen erwähnen, die anscheinend als Vorstufen in der Entwicklung von andern, gleichfalls zwischen den eigentlichen Epithelzellen auftretenden Zellen zu betrachten sind. Sie zeichnen sich durch ein deutlich färbbares, gekörntes Plasma aus und erreichen nahezu die halbe Höhe der keulenförmigen Zellen. Ferner finden sich noch Zellen, die in ihrer Gestalt gewöhnlichen Epithelzellen sehr ähneln, ohne aber deren volle Höhe zu erreichen. Es liegen augenscheinlich hier dieselben Verhältnisse vor, wie sie von Böhmig[2] für *Mesostoma craci* O. Schm. und *Procerodes wandeli* Hallez angegeben wurden.

Die Muscularis des Darmes besteht aus zarten, circulär verlaufenden Fasern. — Im Darmlumen fanden sich noch Hoden- und Dotterstockreste eines mit der vorliegenden Form anscheinend nahe verwandten Turbellars.

Das unmittelbar dorsal vom Proximalteil des Pharynx gelegene Gehirn stellt im Querschnitt eine einheitliche, etwas quer ausgezogene Masse dar, an der zunächst der ursprüngliche Aufbau aus zwei symmetrischen Hälften, der nach Böhmig[3] bei allen verwandten Formen vorliegt, nicht mehr zu erkennen ist. Er erscheint nur durch das Auftreten der paarig angeordneten Gehirnnerven noch angedeutet.

Die für die Allöocölen von Böhmig[4] festgestellten Hauptnervenstämme sind auch bei der vorliegenden Form ausgebildet. Sie waren nach ihrem Austritte aus dem Centralteile noch eine beträchtliche

---

[1] Böhmig, l. c. (1), S. 239.

[2] Böhmig, l. c. (1), S. 238.

[3] Böhmig, l. c. (1), S. 248.

[4] Böhmig, l. c. (1), S. 249.

Strecke weit zu erkennen; ein Verfolgen der zarten, vielfach zerstörten Nerven war aber, insbesondere im Vorderende, wegen der zahlreichen Drüsen und Secretmassen sehr schwierig und teilweise ganz unmöglich. Im wesentlichen handelt es sich bei dieser Form um vier Nervenpaare. Ventral am Vorderrande des Gehirns entspringen zur vorderen Körperspitze ziehende Nerven, die an ihrer Austrittstelle eine Dicke von etwa 40 μ besitzen; von den Seitenrändern der mittleren Gehirnregion gehen Lateralnerven aus (d = 15 μ), und gleichzeitig steigen etwa 8 μ dicke Nerven gerade zur Dorsalseite auf. Schließlich gehen von den hinteren, ventrolateralen Partien des Gehirns noch die kräftigen (d = 18 μ) ventralen Längsstämme aus. Senkrecht zur Ventralseite absteigende Nerven, die Böhmig[1] für die meisten Rhabdocöliden als vorhanden annimmt, waren an dem vorliegenden Exemplar nicht zu erkennen.

Die centrale Fasermasse des Gehirns besitzt einen kontinuierlichen, in ihren seitlichen Partien ziemlich dicken, medial aber schwächer ausgebildeten Belag von Ganglienzellen. Insbesondere den Längsnerven, an manchen Stellen aber auch den übrigen Nervenpaaren, liegen in kleineren oder größeren Abständen ansehnliche Zellkerne an, die Ganglien- oder Gliazellen zugehören dürften.

Vereinzelt bemerkte ich an den Schnitten, unmittelbar unter dem Hautmuskelschlauche, zarte Fasern, die möglicherweise einen subepithelialen Nervenplexus darstellen.

Von Sinnesorganen kommen in erster Linie die vier kleinen Augen in Betracht, deren Anordnung bereits auf S. 339 besprochen worden ist. Diese Vierzahl erscheint deshalb bemerkenswert, da sich, mit Ausnahme von *Plagiostomum lemani* (Forel & Du Plessis), für das Hofsten[2] ebenfalls vier Augen nachweisen konnte, bei allen übrigen bisher beschriebenen *Plagiostomum*-Species nur zwei Augen vorfinden. Bei der vorliegenden Form sind die Augen am Vorderrande der dorsolateralen Partie des Gehirns in dessen Rindenschicht eingebettet. Die beiden vorderen enthalten nur je einen Retinakolben, die hinteren dagegen je zwei, die in ihrer Struktur mit den von Böhmig[3] für *Plagiostomum girardi* (O. Schm.), bzw. *Plagiostomum dioicum* (Metschn.) beschriebenen nahezu vollständig übereinstimmen. Vor dem Pigmentbecher lagen einige größere, von einem zarten Plasmamantel umhüllte Kerne (d = 10 μ), bzw. Zellen (mittl. d etwa 15 μ), die ihrer Zahl nach den Retinakolben entsprachen und die ich als die Kerne der Sehzellen, bzw. als die Sehzellen selbst auffasse. Die Öffnungen der Pigmentbecher der vorderen Augen sind nach vorn und oben, die der hinteren rein seitlich gerichtet. Bei der Untersuchung der Schnitte kann man im Zweifel sein, ob nicht vielleicht nur zwei Augen, deren jedes drei Retinakolben enthält, vorliegen, oder ob, wie von mir angenommen wurde, jederseits zwei Augen sich vorfinden. Ausschlaggebend war für mich der Befund an dem aufgehellten Tiere, ehe es in Schnitte zerlegt wurde. Wie insbesondere aus der in Fig. 2 gegebenen Abbildung hervorgeht, handelt es sich da um zwei Augenpaare. Allerdings ist die Distanz zwischen dem vorderen und hinteren Paar nur sehr unbedeutend, war aber immerhin mit genügender Deutlichkeit zu erkennen.

---

[1] Böhmig, l. c. (1), S. 249.

[2] Hofsten (9), S. 110.

[3] Böhmig, l. c. (1), S. 261, T. XXI, Fig. 9.

Auf der Ventralseite, unmittelbar vor dem Gehirn, findet sich ein ziemlich ausgedehnter, auch auf die Seitenteile des Körpers übergreifender Bezirk, der mit einem rhabditenfreien Epithel, in dem Kerne nur in geringer Zahl vorhanden sind, ausgestattet ist, und dieses etwas veränderte Epithel setzt sich auch in eine kleine, taschenförmige, caudad gerichtete Einsenkung fort. Diese immerhin auffällige Partie des Vorderendes stellt möglicherweise eine jener als Wimperrinne zu bezeichnenden Bildungen dar, wie solche ganz allgemein bei den Angehörigen des Genus *Plagiostomum* vorkommen. Die nach Böhmig[1] für die Verflachung und Vertiefung der Wimperrinne in Betracht kommenden Muskelgruppen ließen sich bis zu einem gewissen Grade auch bei der vorliegenden Form erkennen. Allerdings scheinen sie hier sehr zart zu sein und verschwinden zum großen Teile zwischen den Secretmassen der Kopfdrüsen. Am deutlichsten waren hier die dorsoventralen Muskelzüge zu beobachten, weniger deutlich die spärlichen, von den Seitenteilen zur Bauchfläche der entgegengesetzten Seite ziehenden Fasern. Die dritte Art der von Böhmig angegebenen Muskeln, die von den Seitenteilen zur ventralen Fläche derselben Seite ziehen, dürften nur in äußerst geringer Zahl und ungemein zart vorhanden sein. In den über der vermutlichen Wimperrinne gelegenen Mesenchympartien schienen stellenweise Nervendurchschnitte gelegen zu sein, doch konnten diese nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. — Über die physiologische Bedeutung der Wimperrinne siehe Böhmig[2].

Die follikulären Hoden beginnen unmittelbar hinter dem Gehirn und erstrecken sich bis in das Hinterende. Ihre größte Ausbildung erlangen sie in der unmittelbar hinter dem Pharynx gelegenen Körperregion, wo auf einem einzigen Querschnitt nicht selten 20 solcher Bläschen gezählt wurden. Sie liegen im allgemeinen ventral; nur in der Gegend der mächtig entwickelten Samenblase werden sie in die seitlichen Körperpartien gedrängt und greifen hier sogar etwas auf die Dorsalseite über. Die einzelnen Läppchen werden durch ein dichteres Mesenchymgewebe begrenzt. Die ansehnlichen, spindelförmigen Samenfäden (Fig. 12, *sp*) unsres *Plagiostomum* sind denjenigen von *Plagiostomum girardi* sehr ähnlich. Der von einer feinkörnigen, wenig färbbaren, plasmatischen Substanz umhüllte Kern zeigt eine ähnliche Differenzierung, wie sie von Böhmig[1] für die Spermien von *Plagiostomum girardi* angegeben wurde; auch hier wird eine centrale, durch Eosin färbbare Partie von einer peripheren, die das Hämatoxylin annimmt, umgeben.

---

[1] Böhmig, l. c. (1), S. 274, Textfig. XII.

[2] Böhmig, l. c. (1), S. 277.

Die beiden kurzen, etwa 11 μ weiten Vasa deferentia scheinen nicht bis unmittelbar an die Hoden heranzureichen, wenigstens waren sie auf den Schnitten von ihrer Eintrittsstelle in die Vesicula seminalis nur eine kurze Strecke weit in proximaler Richtung zu verfolgen; vermutlich gelangen die reifen Spermien aus den Hoden auf dem Wege von Mesenchymlücken in die eigentlichen ausführenden Gänge. Über der aus Ring- und zarten Längsfasern bestehenden Muscularis der Vasa deferentia findet sich ein plattes bis kubisches Epithel, dessen Zellen zarte, gegen die Samenblase gerichtete Cilien zu tragen scheinen. Beide Gänge treten dorsal und etwas seitlich in die Vesicula ein, und zwar das Vas deferens der linken etwas hinter demjenigen der rechten Seite.

Die Keimstöcke liegen in den seitlichen Körperpartien; sie beginnen in der Region der hinteren Hälfte der Pharyngealtasche und stellen etwa 350 μ lange, sackförmige Gebilde dar. Bei dem untersuchten Exemplar war der linkseitige Keimstock anscheinend noch nicht voll entwickelt, er bestand nur aus einigen wenigen, von Bindegewebe umhüllten Zellen. Die vorderen Partien des rechten Keimstockes enthielten die kleinsten, die hinteren die größten Keimzellen, die im Maximum eine Länge von etwa 110 μ bei einer Breite von etwa 45 μ besaßen. Zwischen die Keime schieben sich Züge des umgebenden Mesenchyms ein, die die einzelnen Keimzellen voneinander isolieren. Bezüglich der Struktur der Keimzellen kann ich auf die Beschreibungen

---

[1] Böhmig, l. c. (1), S. 284 und (3), S. 334.

Böhmigs[1] für *Plagiostomum girardi* verweisen, da das Bild ein ganz ähnliches ist.

Zwischen dem rechtseitigen Keimstock und dem Atrium genitale ließ sich eine Verbindung durch einen etwa 3—4 μ weiten, stellenweise schwierig zu verfolgenden Oviduct[2] feststellen, während auf der linken Seite ein Zusammenhang zwischen Oviduct und Keimstock noch nicht zu erkennen war. Die Muskulatur des anscheinend von einem platten Epithel ausgekleideten Oviductes besteht nur aus schwachen Längsmuskeln; Ringmuskeln vermochte ich nicht aufzufinden.

Die mächtig ausgebildeten, unregelmäßig gelappten Dotterstöcke beginnen unmittelbar hinter dem Gehirn und ziehen in immer reicherer Ausbildung bis in die Gegend des Copulationsapparates. Sie nehmen die Rückenfläche und die seitlichen Partien des Körpers ein, nur in der Region der seitlich gelegenen Keimstöcke rücken einzelne Abschnitte der Dotterstöcke auch auf die Ventralseite herab und breiten sich hier, soweit sie nicht von den Hoden daran gehindert werden, aus. Im allgemeinen läßt sich auch für diese Form der von Graff[3] für die Allöocölen aufgestellte Satz anwenden, daß die dorsale Seite als die weibliche, die ventrale dagegen als die männliche zu bezeichnen ist. Streckenweise treten auf der Dorsalseite Anastomosen zwischen den Dotterstöcken auf.

Besondere ausführende Kanäle für das Dottermaterial, Vitelloducte, scheinen diesem *Plagiostomum* zu fehlen. Allerdings ist es nicht ausgeschlossen, daß sie nur bei dem einen, noch dazu ziemlich ungünstigen Exemplar nicht nachgewiesen werden konnten. Möglicherweise aber gelangt das Dottermaterial, vielleicht durch feine Poren (Dotterpforten) in der Wandung der streckenweise innerhalb der Dotterstöcke verlaufenden Oviducte, unmittelbar in das Lumen der Kanäle.

Über die Dotterzellen selbst kann nur wenig berichtet werden. Diese rundlichen oder polygonalen, ansehnlichen Zellen (d = 11—20 μ) besitzen ein schwach färbbares, körniges, nicht selten vacuolisiertes Plasma, in dem ein stark tingierbarer Kern (d = 6,6 μ) gelegen ist, der einen mehr homogenen, meist von einem hellen Hof umgebenen

---

[1] Böhmig, l. c. (1), S. 149 f., Taf. XVI, Fig. 20.

[2] Diese Bezeichnung scheint mir im vorliegenden Falle besser zu entsprechen als Germiduct, da, wie bei den Dotterstöcken erwähnt, es sich hier um einen Gang handelt, in den sowohl Keim- als Dotterstöcke ihre zelligen Elemente entleeren.

[3] Graff, l. c. (5), S. 127 f.

Nucleolus (d = 4,5 μ) einschließt. Zahlreiche kleinere und größere, etwa [illegible] μ messende Dotterkügelchen, von denen sich jene rot oder orange, diese aber gelb färben, erfüllen die Zellen.

Der unmittelbar über der etwa 100 μ von der hinteren Körperspitze entfernten Geschlechtsöffnung liegende, mehr kanalförmige Abschnitt des Atrium genitale commune erscheint von dem übrigen Vorhof durch einen Sphinctermuskel gewissermaßen abgegrenzt. Rings um den Genitalporus durchbohren die Ausführungsgänge zahlreicher eosinophiler Drüsen das kubische bis cylindrische, 20—40 μ hohe Epithel. In dem basalen Teile der etwas vacuolisierten Epithelzellen, deren Zellgrenzen nicht deutlich zu erkennen sind, liegen ansehnliche Kerne (d = 8—11 μ). Der freie Rand dieser Zellen zeigt ein dichteres Plasma und trägt zarte Cilien, deren Länge nicht nur der Höhe der Zellen gleichkommt, sondern sie sogar zu übertreffen scheint. Eine zarte Basalmembran trennt das Epithel von der aus kräftigen Ring- und etwas schwächeren Längsfasern bestehenden Muskulatur. Der distale Abschnitt des Atriums empfängt in ganzer Ausdehnung zahlreiche Ausführungsgänge von eosinophilen, in der Umgebung gelegenen, einzelligen Drüsen. Vereinzelt durchbohren sie auch das Epithel (Fig. 13, *ep*) der nach oben von dem früher erwähnten Sphinctermuskel gelegenen Region des Vorhofes, die mehr als die doppelte Weite (etwa 84 μ) des über dem Genitalporus gelegenen Abschnittes (etwa 38 μ) zeigt. Von der Dorsalseite ragt das männliche Copulationsorgan in das Atrium hinein (Fig. 13, *atgc*).

Ein Atrium femininum erscheint nicht ausgebildet; das späterhin zu besprechende unpaare Endstück der Oviducte öffnet sich von der Dorsalseite her, etwas hinter der Penispapille (*pap*) in den gemeinsamen Vorhof, gerade gegenüber dem Genitalporus.

Der muskulöse Ductus ejaculatorius (Fig. 11, *de*), der von der hinteren Fläche der Samenblase (*vs*) ausgeht und auf der ansehnlichen, fast halbkugeligen Penispapille (Fig. 13, *pap*) in das Atrium genitale (*atgc*) ausmündet, hat in seinem proximalen Teil die Gestalt eines einfachen Rohres; innerhalb der Penispapille treten jedoch einige Faltenbildungen auf, durch die, wie Fig. 13 zeigt, das gesamte Bild erheblich kompliziert erscheint. Zunächst finden wir, daß der Ausspritzungskanal an jener mit * bezeichneten Stelle, an der er in die Penispapille eintritt, eine Ringfalte bildet, die in den distalen Teil ziemlich tief vorspringt; eine zweite, mehr taschen- und ringförmige, proximal gerichtete Ausstülpung befindet sich innerhalb der Papille selbst an der mit ** bezeichneten Stelle. Die erste erwähnte Faltung des Rohres wird augenscheinlich durch den Zug von Muskeln (ε) bedingt, die sich an der Penisbasis anheften und in schräger Richtung gegen den Ductus ejaculatorius ziehen. Die zweite Falte könnte, wie mir scheint, auf eine bestehende Kontraktion der Längsmuskulatur der Penispapille zurückgeführt werden; beim Aufhören dieses Kontraktionszustandes wird sich, sobald eine Kontraktion der Ringmuskeln eintritt, diese Faltung ausgleichen. Das Epithel (*ep*) des Vorhofes geht, bedeutend niedriger werdend, auf die Penispapille über, und auch die Muskulatur des Atriums setzt sich auf das Copulationsorgan fort. Die Ring- und Längsmuskeln verdicken sich jedoch oberhalb der Ansatzstelle der Muskeln ε nicht unbedeutend.

Das etwa 3,4 μ hohe Epithel des Ductus ejaculatorius enthält zahlreiche violett gefärbte Secretkörnchen, doch läßt sich nicht mit Sicherheit sagen, ob das Epithel selbst als Drüsenepithel zu deuten ist, oder ob das Secret vielleicht von Drüsen stammt, die in großer Menge sich in der Umgebung des Ausspritzungskanales, sowie des distalen Drittels der Vesicula seminalis vorfinden; ich vermute, daß auch die Ausführungsgänge dieser im allgemeinen zu Gruppen vereinigten Drüsen an den genannten Orten in die Samenblase und den Ausspritzungskanal einnmüden, wo sich auch reichlich Secret vorfindet. Diese Drüsen (Fig. 11 u. 12, *ksdr*) sind von kolben- oder birnenförmiger Gestalt und erreichen eine Länge von etwa 40 μ bei einer größten Breite von etwa 25 μ. Ihr Plasma färbt sich rot, die ansehnlichen, basal gelegenen Kerne (*n*, d = 12 μ) nehmen eine dunkelblaue Färbung an. Meist erschienen die Zellen dicht erfüllt von Secret; entleerte Drüsenzellen machen einen mehr homogenen Eindruck. In dem dorsalen Drittel der etwa 160 μ weiten Samenblase liegen, wie Fig. 12 erkennen läßt, dichte Brocken und Schollen von Kornsecret (*ks*) angehäuft. Der übrige Teil der Vesicula ist mit Spermien (*sp*) erfüllt. Sobald die Blase ausschließlich Sperma enthält, verschwinden auch die Kornsecretdrüsen in ihrer Umgebung.

Die Vesicula seminalis wird von einer zarten Tunica propria umhüllt. Sowohl die Muskulatur des Ductus ejaculatorius (Fig. 11, *rm*, *lm*) als auch diejenige der Vasa deferentia setzt sich auf die Blase fort, zeigt aber in ihren mittleren Partien eine etwas schwächere Ausbildung.

Der aus der Vereinigung der beiden Oviducte hervorgehende, etwa 16 μ weite, unpaare Oviduct besitzt eine Länge von ungefähr 118 μ. Er mündet, wie bereits auf S. 368 erwähnt, von der Dorsalseite des Tieres kommend, von oben her in das Atrium genitale. Sein plattes bis kubisches Epithel, in dem Kerne nur schwierig nachweisbar sind, trägt lange, gegen das Atrium gerichtete Cilien, die ein Zurückgleiten der Keimzellen verhindern werden. An das Epithel scheinen sich longitudinal verlaufende Muskelfasern anzuschließen. In der Umgebung des Ganges finden sich zahlreiche eosinophile Schalendrüsen, deren Ausführungsgänge einzeln oder in Gruppen den Oviduct begleiten. In den Gang selbst treten nur einige wenige Ausführungsgänge ein; dagegen durchbohren sie in großer Zahl die Epithelzellen des Atriums, rings um die Einmündungsstelle des unpaaren Oviductes.

Graz, im Januar 1910.

Literaturverzeichnis.

1. L. Böhmig, II. Plagiostomina und Cylindrostomina Graff. Diese Zeitschr. Bd. LI. Leipzig. 1890.
2. — Turbellarien: Rhabdocöliden u. Tricladiden. Hamburger Magelhaensische Sammelreise. Hamburg. 1902.
3. — Bemerkungen, den Bau und die Entwicklung der Spermien von Plagiostoma girardi (O. Schm.) betreffend. Zool. Anz. Bd. XXXIII. Nr. 10. Leipzig. 1908.
4. E. Bresslau, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. I. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.
5. L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig. 1882.
6. — Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola (Landplanarien). Leipzig. 1899.
7. — Turbellaria. H. G. Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreichs. Bd. IV. Abt. I. c. Leipzig. 1904—1908.
8. N. v. Hofsten, Studien über Turbellarien aus dem Berner Oberland. Diese Zeitschr. Bd. LXXXV. Hft. 3 u. 4. Leipzig. 1907.
9. — Zur Kenntnis des Plagiostomum lemani (Forel und Du Plessis). Zoologiska studier tillägnade professor T. Tullberg. Upsala. 1907.
10. A. Luther, Die Eumesostominen. Diese Zeitschr. Bd. LXXVII. Heft 1 u. 2. Leipzig. 1904.
11. F. Vejdovský, Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LX. Leipzig. 1895.
12. A. Weiss, Turbellaria, Rhabdocoelida und Tricladida paludicola. Die Fauna Südwest-Australiens. Ergebnisse der Hamburger südwest-australischen Forschungsreise 1905. Herausgegeben von Prof. Dr. W. Michaelsen und Dr. R. Hartmeyer. Bd. II. Lieferung 22. Jena. 1909.
13. — Beiträge zur Kenntnis der australischen Turbellarien I. Tricladen. Diese Zeitschr. Bd. XCIV. Leipzig. 1909.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

α, Faltenbildung der Körperwand (*Mes. canum*);
atf, Atrium genitale femininum;
atgc, Atrium genitale commune;
atm, Atrium genitale masculinum;
β, Faltenbildung der Körperwand (*Mes. canum*);
bc, Bursa copulatrix;
bg, Stiel der Bursa copulatrix;
bm, Basalmembran;
γ, Trennungsfalte zwischen Pharyngealtasche und Atrium genitale;
cdr, cyanophile Drüsen in der Umgebung der Geschlechtsöffnung (*Mes. michaelseni*);
δ, hintere Begrenzungsfalte des eigentlichen Genitalporus (*Mes. canum*);
de, Ductus ejaculatorius;
dg, Dottergang;
di, blindsackähnliche Bildung an der dorsalen Wand des Atrium genitale femininum (*Mes michaelseni*);
drep, Drüsenepithel im Atrium genitale masculinum (*Mes. canum*);
ds, Ductus seminalis (*Mes. michaelseni*);
ε, von der Penisbasis schräg zum Ductus ejaculatorius ziehende Muskelfasern (*Plagiostomum hartmeyeri*);
ep, Epithel im Atrium genitale (*Pl. hartmeyeri*);
gc, weiblicher Genitalkanal (Ductus communis);
hf, horizontal gestellte Falte zwischen dem Atrium genitale masculinum und Atrium genitale commune (*Mes. michaelseni*);
ks, Kornsecret (*Pl. hartmeyeri*);
ksb, von Kornsecret erfüllte obere Partie des Atrium genitale masculinum (*Mes. michaelseni*);
ksdr, Kornsecretdrüsen;
lm, Längsmuskeln des Atrium usw.;
msch, bindegewebige Muskelscheiden im Receptaculum seminis (*Mes. michaelseni*);
mu, Mundöffnung;
n, Zellkerne;
ov, Keimstock;
ovd, Oviduct;
p, Pigmentkörnchen (*Pl. hartmeyeri*);
pap, Penispapille;
pe, Penis;
pep, Penisepithel (*Mes. canum*);
pg, Porus genitalis;
pht, Pharyngealtasche;
rh, Rhabditen (*Pl. hartmeyeri*);
rm, Ringmuskeln des Atrium usw ;
rs, Receptaculum seminis;
sdr, Schalendrüsen;
sp, Spermien;
ut, Uterus;
vd, Vasa deferentia (*Mes. canum*);
vs, Vesicula seminalis.

Tafel XIV.

Fig. 1. *Plagiostomum hartmeyeri*, von der Dorsalseite. Vergr. etwa 13/1.

Fig. 2. *Plagiostomum hartmeyeri*. Dorsalansicht des Vorderendes. Vergr. etwa 17/1.

Fig. 3. *Mesostoma canum*. Schematischer Längsschnitt durch den Pharynx und den männlichen Vorhof. Vergr. etwa 70·5/1.

Fig. 4. *Mesostoma canum*. Gleicher Schnitt bei stärkerer Vergrößerung, linke Hälfte mit Ausführung histologischer Details. Seibert. Obj. III, Oc. II. Gez. in der Höhe des Objekttisches. Vergr. etwa 150/1.

Fig. 5. *Mesostoma canum*. Schema des männlichen Copulationsapparates.

Vergr. etwa 70/1. (Zum Zweck größerer Übersichtlichkeit wird der weibliche Copulationsapparat in der folgenden Fig. 6 gesondert zur Darstellung gebracht.)

Fig. 6. *Mesostoma canum.* Schema des weiblichen Copulationsapparates. Vergr. etwa 70/1.

Tafel XV.

Fig. 7. *Mesostoma michaelseni.* Schema des Copulationsapparates. Vergr. etwa 100/1.

Fig. 8. *Mesostoma michaelseni.* Partie aus der Wandung des Receptaculum seminis mit gewellter Basalmembran. Obj. VI, Oc. II. Gez. in der Höhe des Objekttisches. Vergr. etwa 730/1.

Fig. 9. *Mesostoma michaelseni.* Bindegewebige Muskelscheiden um die Ringmuskeln des Receptaculum seminis. Obj. VI, Oc. I. Gez. in der Höhe des Objekttisches. Vergr. etwa 545/1.

Fig. 10. *Plagiostomum hartmeyeri.* Partie aus dem rhabditenführenden Epithel. Obj. VI, Oc. II. Details mit homog. Immersion 1/20. Gez. in der Höhe des Objekttisches. Vergr. etwa 730/1.

Fig. 11. *Plagiostomum hartmeyeri.* Eintrittsstelle des Ductus ejaculatorius in die Vesicula seminalis. In der Umgebung Kornsecretdrüsen. Obj. IV, Oc. II. Gez. in der Höhe des Objekttisches. Vergr. etwa 220/1.

Fig. 12. *Plagiostomum hartmeyeri.* Querschnitt durch die von Kornsecret und Sperma erfüllte Vesicula seminalis. Obj. IV, Oc. II. Gez. in der Höhe des Objekttisches. Vergr. etwa 220/1.

Fig. 13. *Plagiostomum hartmeyeri.* Schnitt durch den Penis und das Atrium genitale. Obj. IV, Oc. II. Gez. in der Höhe des Objekttisches. Vergr. etwa 220/1.

Über das Blutgefäß- und Nervensystem der Aeolididae und Tritoniadae.

Von

Thos. F. Dreyer.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle.)

Mit 4 Figuren im Text und Tafel XVI—XIX.

Einleitung.

Fast unsre gesamte jetzige Kenntnis von der Struktur der Nudibranchier wurde auf dem Wege der Zergliederung erzielt. Die wenigen Autoren, die die Methode der Serienschnitte angewendet haben, taten das nur, um besondere Fragen zu beleuchten; als Ergebnis dieser Methode haben wir eine gute Kenntnis der gröberen Morphologie dieser Tiere erhalten, doch unsre Erfahrungen über die feineren Strukturen sind noch nicht ausreichend genug.

In der großen Gruppe der Äolidier fiel dieser Mangel genauerer Kenntnis am meisten auf, und infolgedessen war kein Versuch unternommen worden, die verschiedenen Subfamilien in nähere Beziehungen zueinander zu bringen.

Vorliegende Untersuchung wurde in der Hoffnung begonnen, daß es mir möglich sein würde, eine solche Klassifikation zu unternehmen. Obgleich mir das nicht gelungen ist, woran die geringe Zahl der untersuchten Tiere schuld ist, so ist es doch ein Anfang in dieser Richtung, und ich beabsichtige, die Untersuchungen hierüber später fortzusetzen.

Da das Nerven- und Circulationssystem am wenigsten bekannt waren und gerade diese von höchster stammesgeschichtlicher Bedeutung sind, so beanspruchten sie in erster Linie unsre Aufmerksamkeit, und deshalb sollen sie in dieser Arbeit allein behandelt werden.

Die untersuchten Tiere sind: *Tritonia plebeia*, *Marionia quadrilatera*, *Janus cristatus*, *Coryphella lineata*, *Rizzolia peregrina*, *Facelina drummondi*, *Calma cavolini* und *Favorinus albus*.

Herrn Dr. L. **Brüel**, Privatdozent an der Universität Halle a. S., auf dessen Anregung ich diese Arbeit unternahm, bin ich für seine Hilfe und für das Material, das er mir zur Verfügung stellte, zu großem Danke verpflichtet. Ferner habe ich zu danken der British Association for the Advancement of Science und Herrn Geheimrat Dr. **Dohrn** für die Erlaubnis, in der Zoologischen Station in Neapel zu arbeiten, ebenso den Herren dieses Instituts für ihre freundliche Bereitwilligkeit, mir bei meinen Untersuchungen zu helfen und mich mit Material zu versorgen.

Circulationssystem.

Alder und Hancock (9)[1] haben uns eine ausgezeichnete Beschreibung des Herzens mit seinen hauptsächlichen Venen und Arterien gegeben, und auf sie folgende Autoren sind nicht imstande gewesen, irgendwelche Tatsachen von Bedeutung zu der bisherigen Kenntnis hinzuzufügen. Auch ich selbst bringe nur wenig Neues.

Es ist schon immer eine vielumstrittene Frage gewesen, ob die Arterien der Mollusken von einem eigentlichen Epithel umgeben sind oder nicht; mir ist es nicht möglich gewesen, irgend eine Spur eines solchen Epithels zu sehen. Sowohl alle Arterien als auch die Venen und Lacunen sind von einem Netzwerk umgeben, das aus einem Lager sehr stark verzweigter Zellen besteht (Taf. XVI, Fig. 9). Die größeren Arterien besitzen außerdem noch Muskelzellen an der Außenseite dieses Netzwerkes.

Außerdem haben die Teile der vorderen und hinteren Aorta in der Nähe des Herzens außer diesem Muskellager, das mit dem des Herzens zusammenhängt, einen andern Muskelring, der sich um den ersten herumlegt. Dieser letztere leitet sich ab von der Muskelwand des Pericardiums und steht so in Verbindung mit den Muskeln der Körperwand. Bevor ich an die Beschreibung des Herzens mit seinen Gefäßen gehe, werde ich zunächst noch einige Worte sagen über die verschiedenen Sinus, über deren Verbindung mit den Arterien und Venen bis jetzt sehr wenig bekannt ist.

Bei den Äolidiern erstreckt sich der Sinus (Taf. XVI, Fig. 1, 2 *B.C*), den wir »Körperhöhle« nennen können, über die ganze Länge des Körpers und umschließt den Genitalsinus (Taf. XVI, Fig. 1 *G.S*) und den Pharyngealsinus (Taf. XVI, Fig. 8 *S*) in seinem vorderen Teil; bei den Tritoniaden (Taf. XVI, Fig. 1 u. 2) ist diese »Körperhöhle« in zwei Teile gespalten: einen vorderen (*B.C*), der den Genital- und

---

[1] Die Zahlen hinter den Namen geben die Nummer unsres am Ende befindlichen Literaturverzeichnisses wieder.

Pharyngealsinus einschließt, und in einen hinteren (Lebersinus), in dem die Leber und Zwitterdrüse liegen und von der die zuführenden Branchialvenen ihren Ursprung nehmen (Taf. XVI, Fig. 7).

Der Genitalsinus ist ein großer Sack, der zwischen die Lappen der Schleimdrüse und die distalen Teile der Genitalgänge eingefaltet ist (Taf. XVI, Fig. 6 *G.S*). Morphologisch betrachtet, ist er einfach ein gewaltig erweiterter Ast der vorderen Arterie, in dem das Netzwerk (Taf. XVII, Fig. 11) sehr viel gröber ist und offene Stellen besitzt, durch die das Blut den Genitalsinus verlassen kann, um in die »Körperhöhle« einzutreten.

Im Pharynx befindet sich ein System von verzweigten Lacunen, die gleichfalls bloß starke Erweiterungen der vorderen Arterie darstellen; dieser Pharyngealsinus öffnet sich in die »Körperhöhle« durch zwei ziemlich große Öffnungen, die an jeder Seite des Pharynx gerade an der Stelle liegen, wo der Oesophagus seinen Anfang nimmt (Taf. XVI, Fig. 8 *O*).

»Körperhöhle«: Der Name »Körperhöhle« ist von den Autoren aus Bequemlichkeitsrücksichten gebraucht worden. Wie wohl bekannt ist, ist sie keine Körperhöhle im eigentlichen Sinne des Wortes, sondern nur ein Sinus. Bei den Tritoniaden ist die Körperwand kompakt und von der »Körperhöhle« durch eine Membran gut abgesetzt, die derjenigen gleicht, welche die Arterien umgibt (Taf. XVI, Fig. 9); das Maschenwerk ist nur nicht so dicht wie bei diesen. Bei den Äolidiern ist die begrenzende Membran noch viel zarter und poröser; sie kann sogar fehlen (z. B. in der Gegend des Fußes), so daß das Blut der »Körperhöhle« leicht zwischen die Muskeln der Körperwand eindringen kann.

Der Lebersinus der Tritoniaden ist ein großer Sack, dessen umgebende Membran direkt mit der der verschiedenen Zweige der hinteren Arterie zusammenhängt und wie deren Membran aus verästelten Zellen zusammengesetzt ist. Die Leber und die Zwitterdrüse scheinen in diesem Sinus zu liegen, in Wirklichkeit jedoch liegen sie außerhalb desselben (gerade wie die Schleimdrüse außerhalb des Genitalsinus liegt). Daß dies der Fall ist, erkennt man daran, daß auf Querschnitten eine Membran vorhanden ist, die den ganzen Sinus einschließt; und daß außerdem sich noch andre Membranen um die verschiedenen Leberlappen und Geschlechtsfollikel finden. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß sich die Arterie zum Lebersinus erweitert hat, sondern nur, daß wahrscheinlich die die Follikel ursprünglich umgebende Körperwand sich an dieser Stelle in zwei Membranen gespalten hat.

Das Nephridium liegt dicht auf der dorsalen Wand des Lebersinus und bildet seitliche Falten, die den Sinus fast vollständig einschließen. Die innere Wand des Nephridiums ist so in inniger Berührung mit dem Blut im Lebersinus, und die es zusammensetzenden Zellen sind bei der Excretion am meisten tätig. Sie sind immer hoch und enthalten umfangreiche Concretionen, während die Zellen der Außenwand der Niere klein sind und nur ganz geringe Concretionen enthalten. Bei den Äolidiern ist ein Lebersinus wegen der Decentralisation von Leber und Niere nicht vorhanden.

Das Herz mit seinen Arterien und Venen.

Die Größe, Gestalt und Lage dieses Organs ist bereits so gut bekannt, daß es unnötig ist, länger bei diesem Punkte zu verweilen. Der Klarheit wegen jedoch muß ich die verschiedenen Gefäße erwähnen. Das will ich in der Weise tun, daß ich sie eins nach dem andern beschreibe, und zwar in der Richtung, in der das Blut strömt.

Die Herzkammer liegt gewöhnlich in der Mittellinie des Körpers; nur bei den Tritoniaden liegt sie, wie Pelseneer (3) bemerkte, nach der rechten Seite zu. In Zusammenhang hiermit will ich noch hinzufügen, daß die vordere Arterie, wie weiter unten beschrieben werden wird, immer an der rechten Körperseite gelegen ist.

Die Aorta teilt sich an ihrer Ursprungsstelle in die vordere und hintere Arterie. Die vordere Arterie gibt Zweige ab nach dem Genitalsinus (Taf. XVI, Fig. 6), dem Enddarm und zum Penis (Taf. XVI, Fig. 4 *PP*). Hiernach verläuft sie nach vorn um die rechte Seite des Pharynx herum, biegt sich dann ungefähr in der Mitte dieses Organs nach unten und verläuft dann in seiner ventralen Mittellinie nach vorn.

Bei den Tritoniaden konnte das vordere Ende der Arterie nicht verfolgt werden, da der Pharynx so hart ist, daß alles in seiner Nähe liegende Gewebe auf den Schnitten zerrissen ist; bei den Äolidiern gibt die Arterie, sobald sie in die Mittellinie des Körpers gelangt ist, folgende Zweige ab:

erstens: einen Zweig nach dem Fuß (Taf. XVI, Fig. 3, 4 *Pe.A*);

zweitens: entweder ein einziges Paar (Taf. XVI, Fig. 4 *Ph.A*) oder mehrere Paare (Taf. XVI, Fig. 3 *Ph.A*) von Arterien zum Pharynx;

drittens: habe ich bei *Facelina drummondi* eine unpaare Arterie gefunden, die zur Radula geht (*R.A*).

Nach vorn endet die Arterie in dem lockeren Gewebe, das den Mund umgibt.

Hintere Arterie: Bei den Äolidiern ist kein Lebersinus vorhanden, dagegen sendet die hintere Arterie Zweige nach der Zwitterdrüse, und von diesem Organ fließt das Blut in die »Körperhöhle«, von der aufsteigende Kiemenvenen nach den Papillen gehen. Bei den Tritoniaden ergießt die hintere Arterie ihr Blut in den Lebersinus, der mit der »Körperhöhle« nicht in direkter Verbindung steht; die aufsteigenden Kiemenvenen gehen vom Sinus aus (Taf. XVI, Fig. 1, 2 und Fig. 7).

Es sind keine besonderen Nierenarterien oder -Venen vorhanden. Bei *Tritonia* umschließt der nichtverzweigte Nierensack mit seinen seitlichen Ausfaltungen die hintere Arterie und deren Zweige sowie den Lebersack. Die Innenwände des Sackes sowohl wie seiner Ausfaltungen vollführen, da sie so dem zugeführten Blut am nächsten liegen, den größten Teil der excretorischen Funktionen (Taf. XVI, Fig. 7). Auch bei *Eolis* umschließt der Nierensack die hintere Arterie in einer von ihm gebildeten Falte; aber der größte Teil der funktionellen Tätigkeit ist ohne Zweifel in den Nierenverzweigungen zu suchen, die in der Haut am Grunde der Cerata liegen, und zwar in unmittelbarer Nähe der zu- und abführenden Kiemenvenen (Taf. XVI, Fig. 10 *N*).

Respiratorische Venen der Cerata.

Herdman (15) hält die Cerata nur insofern für wichtig für die Sauerstoffversorgung des Blutes, als sie die respiratorische Oberfläche vergrößern. Er findet die Venen oder Lacunen in ihnen nicht ausgedehnter, als die in den andern Teilen der Körperwand, und sucht vielmehr die hauptsächlichste Funktion der Papillen in ihren mimetischen bzw. Warnfarben.

Hecht (16) hat durch Injektionen ein so ausgedehntes und untereinander wohlverbundenes System von Lacunen in den Cerata gefunden, daß er überzeugt ist, daß diese Organe eine besondere respiratorische Funktion haben müssen. Ich teile diese Ansicht Hechts, da auch ich gefunden habe, daß diese Gefäße in den Papillen viel größer sind, als die Lacunen der Körperwand und außerdem Organe besitzen, die man als »accessorische Herzen« bezeichnen kann. Diese »Herzen« der Kiemenvenen liegen an der Basis der Papillen; sie dürfen nicht mit den Sphinctermuskeln der Papillen verwechselt werden, die außerdem noch die ganzen Papillen an der Basis umgeben.

Von den Cerata wird das Blut durch die abführenden Kiemenvenen in die Pleuralvenen geleitet, die es in den Vorhof ergießen. Schon Alder und Hancock (9) setzten auseinander, daß das Herz gemischtes Blut (venöses und arterielles) enthielte, da die Pleuralvenen nicht nur die abführenden Kiemenvenen, sondern auch zahlreiche kleine Zweige von der Körperwand aufnehmen.

Dies ist jedoch keine Quelle von Verunreinigung, denn das Blut wird hierdurch wohl mit Luft versehen, da ja auch die ganze Körperwand eine geringe respiratorische Funktion besitzen muß.

In Wirklichkeit jedoch muß das im Herzen befindliche Blut teilweise sauerstoffarm sein, da ich gefunden habe, daß die Venen an verschiedenen Stellen in offener Verbindung mit der »Körperhöhle« stehen (Taf. XVI, Fig. 1, 2, 3, 4 *X*). Solche Öffnungen liegen entweder nur in den vorderen Teilen der Pleural- und Pedalvenen (*Tritonia* Fig. 1, 2 *x*) oder in der vorderen Pleuralvene und auch in den Verbindungen zwischen den hinteren Pleuralvenen (*Facelina* Fig. 3 *x*) oder nur in dem hinteren Ende der Pleuralvene (*Coryphella* Fig. 4 *x*).

Von den Äolidiern sind drei Pleuralvenen beschrieben worden: zwei vordere und eine hintere; die Tritoniaden haben vier solche. *Facelina* bildet, wie aus einer Vergleichung meiner Abbildungen (Taf. XVI, Fig. 2, 3, 4) klar hervorgeht, eine Bindeglied zwischen diesen beiden Typen; ihre beiden hinteren Pleuralvenen nämlich liegen ganz dicht zusammen und sind in kurzen Abständen miteinander verbunden (Taf. XVI, Fig. 3).

Die Pleuralvenen können an jeder Seite eine Pedalvene aufnehmen (Taf. XVI, Fig. 1, 2 *P.V*).

Bei den Tritoniaden habe ich eine merkwürdige Verdickung in den Wänden der zuführenden Kiemenvenen gefunden. Sie liegt gerade an der Stelle, wo diese den Lebersinus verlassen (Fig. 1 u. 7 *B.D*). Die in Frage kommenden Zellen werden größer, wuchern in das Lumen der Venen hinein und werden schließlich frei. Diese Organe sind wahrscheinlich »Blutdrüsen«; die aus ihnen hervorgehenden Blutkörperchen finden sich entlang dem ganzen Verlauf des Vascularsystems.

Die Circulation.

Obgleich ich in der Beschreibung der verschiedenen Gefäße sie mehr oder weniger in der Reihenfolge aufgeführt habe, in der das Blut in seinem Laufe vom und zum Herzen sie erreicht, so will ich doch hier eine kurze Skizzierung des Blutkreislaufes geben.

Facelina ist, wie schon oben erwähnt worden ist, eine Zwischenform zwischen den Tritoniaden und den höherstehenden Äolidiern; diese beiden Extreme stehen jedoch so weit voneinander entfernt, daß ich sie ganz getrennt beschreiben will.

Tritonia (Taf. XVI, Fig. 1, 2). Vom Herzen wird das Blut durch die vordere Arterie in den Genital- und Pharyngealsinus und zu dem lockeren Gewebe geführt, das den Enddarm umgibt. Von dem letzteren Organ dringt das Blut in die »Körperhöhle«, während es von den Sinus dieselbe Höhle entweder durch unregelmäßige (Genitalsinus) oder regelmäßige (Pharyngealsinus, Fig. 8 *O*) Öffnungen erreicht. Die Öffnungen des Pharyngealsinus liegen dorsalwärts gerade unter dem Centralnervensystem, während dorsalwärts über diesen Ganglien die Öffnungen der »Körperhöhle« in die Pleuralvenen liegen. Das Centralnervensystem wird so von einer großen Blutmenge umspült, und zwar dadurch, daß das Blut von der Arterie durch den Pharyngealsinus um und über das Centralnervensystem läuft, um dann durch die Pleuralvenen zum Herzen zurückzugelangen. Auch unter dem Pharynx hat die »Körperhöhle« eine Öffnung in jede der beiden Pedalvenen, die mit den Pleuralvenen in Zusammenhang stehen.

Die hintere Arterie bildet mehrmals Verzweigungen und tritt dann in den Lebersinus ein, aus dem, wie schon oben erwähnt, die zuführenden Kiemenvenen das Blut zu den Cerata hinleiten; von diesen führen abführende Kiemenvenen in die Pleuralvenen.

Jede Pleuralvene empfängt so:

1) halb mit Luft gesättigtes Blut, und zwar in seinem ganzen Laufe durch kleine Lacunen der Körperwand;

2) venöses Blut direkt aus der »Körperhöhle« und auch durch die Pedalvenen (durch die Öffnungen *x*, Fig. 1, 2, 3, 4).

3) arterielles Blut von den Cerata; dieses Blut ist durch die Niere gereinigt und durch die Leber mit Nährstoffen angereichert.

Die Pleuralvenen münden in den Vorhof und schließen so den Blutkreislauf.

Bei den Tritoniaden haben wir also, wie aus dem oben angeführten sich ergibt, zwei ganz verschiedene Kreisläufe, deren Blut nur in den Pleuralvenen sich miteinander mischt, gerade bevor diese in den Vorhof eintreten. In dem einen Falle pumpt die vordere Arterie das Blut vorwärts, und die Pleural- und Pedalvenen führen es direkt zum Herzen zurück, in dem andern Falle wird es durch die hintere Arterie nach rückwärts geleitet und fließt durch die Cerata in die Pleuralvenen und das Herz.

Bei den Äolidiern wird das Blut sowohl durch die vordere als die hintere Arterie in die »Körperhöhle« ergossen. Wo nun dieselben vorderen Öffnungen in den Pleuralvenen, wie bei den Tritoniaden, bestehen, da würde das Blut einfach der Linie des geringsten

Widerstandes folgen und durch diese Öffnungen in das Herz eindringen, ohne durch die Cerata hindurchgegangen zu sein. Um dies zu verhindern, sind die »accessorischen Herzen« ausgebildet, mit deren Hilfe das Blut in die Cerata gesaugt werden kann. *Facelina* steht auf dieser Stufe. *Coryphella* dagegen ist weiter modifiziert, indem die vorderen Öffnungen in den Pleuralvenen nicht mehr vorhanden sind.

Bei *Facelina* und *Coryphella* stehen die hinteren Pleuralvenen mit der »Körperhöhle« in Verbindung.

Nervensystem.

Was ich über das Nervensystem zu sagen habe, will ich in drei Kapitel einteilen; zuerst werde ich den centralen Teil beschreiben, dann die periphere Verteilung der Nerven, und schließlich werde ich einige allgemeine Bemerkungen über die Struktur des gesamten Nervensystems machen, und zwar über das centrale sowohl als das periphere.

Technik. Ehe ich jedoch mit dem beschreibenden Teil beginnen kann, muß ich an dieser Stelle einige Bemerkungen über die Technik, die ich angewendet habe, einschalten. Ich habe die meisten gebräuchlichen Farblösungen benutzt, um eine Färbung derart zu erzielen, daß ich die Nerven leicht durch eine Serie von Schnitten verfolgen konnte. Doch die damit erzielten Resultate befriedigten mich keineswegs; die einzige Methode, mit der ich überhaupt genügende Ergebnisse erzielte, war eine Modifikation des gewöhnlichen Eisenhämatoxylins nach Heidenhain. Auch die gebräuchliche Eisenhämatoxylinmethode nach Heidenhain gibt manchmal eine gute Nervenfärbung, meistens jedoch färben sich auf diese Weise nur die Ganglienzellen, wohingegen die Nervenfasern mehr oder weniger ungefärbt bleiben. Mit meiner Modifikation dieser Methode kann man sicher sein, stets die Nervenfasern schwarz zu färben, meist sogar sehr intensiv. Auch gewisse Muskeln, wahrscheinlich diejenigen, die sehr stark contractil sind, wie z. B. die des Pharynx, des Herzens, des Penis, der Arterien usw. nehmen eine schwarze Färbung an; sie können aber leicht durch ihre Struktur von den Nerven unterschieden werden.

Das Verfahren, das ich anwendete, ist folgendes: Die Tiere werden zuerst in einer 1%igen Kokainlösung betäubt, dann ungefähr 2 Stunden in einem Formol-Salzwasser-Pikrinsäuregemisch fixiert, das ich von von Prof. Mayer vom Aquarium in Neapel erhielt und das, wie ich glaube, folgende Zusammensetzung besitzt:

15 Teile mit Pikrinsäure gesättigtes Salzwasser, 5 Teile Formol (40 % Formaldehyd), 1 Teil Eisessig.

Nach der Behandlung mit diesem Gemisch kommen die Tiere ungefähr 8 Tage lang in die folgende Lösung:

$2^1/_2$ g Eisenalaun, 5 ccm Formol (40 $^0/_0$ Formaldehyd), 100 ccm Aqua dest.

Dann werden sie in 30 $^0/_0$igem Alkohol ausgewaschen, gehärtet, entwässert und auf dem gewöhnlichen Wege eingebettet, in Schnitte von 5 μ Dicke zerlegt und genau wie bei der gewöhnlichen HEIDENHAIN-Methode behandelt, mit der Ausnahme, daß die obige Eisenalaun-Formolmischung angewendet wird anstatt des HEIDENHAINschen Alauns. Ich lasse gewöhnlich die Schnitte 12 Stunden lang sowohl in dem Eisenalaun wie im Hämatoxylin.

Meine besten Resultate wurden auf die oben beschriebene Weise erzielt, aber mit dieser Färbungsmethode erzielt man auch gute Ergebnisse bei andern Konservierungsmethoden. Mit dieser Methode erhielt ich wiederholt Präparate, die klar erwiesen, daß die peripheren Endigungen der Nerven in die Zellen des »Bindegewebes« übergehen. Um zu zeigen, daß es die Nervenfasern waren und nicht die Zellen der Nervenscheide, mußte ich auch specifische Nerventinktionen anwenden, und zu diesem Zwecke benutzte ich das Methylenblau. Mit Hilfe eines sehr fein ausgezogenen Glastubus injizierte ich eine 1 $^0/_0$ige Lösung dieses Farbstoffes in das lebende Tier, und zwar durch den Mund. Das Tier wird dann eine Stunde lang in gut durchlüftetes Seewasser zurückgebracht, herausgenommen und in Leitungswasser ausgewaschen. Dann wird es geöffnet und wieder gründlich mit Leitungswasser gespült, um zu verhindern, daß der Farbstoff auskristallisiert. Läßt man nun das Tier der feuchten Luft ausgesetzt, so geht die Farbe nach und nach aus den Muskeln heraus und tritt in die Nerven ein. Wenn die Differenzierung das richtige Stadium erreicht hat, was man von Zeit zu Zeit unter dem Mikroskop zu kontrollieren hat, so fixiere man mit Ammoniumpikrat und bewahre das Präparat in Gummiarabicum-Zuckerlösung nach APÁTHY auf. Diese Methode der Fixierung und Aufbewahrung ziehe ich bei weitem der Phosphormolybdänatmethode vor, da sie, im Gegensatz zu dieser, Muskeln und Nerven sehr gut differenziert, indem bei ihrer Anwendung die ersteren lila und die letzteren tiefblau gefärbt werden.

Centralnervensystem.

Da meine sämtlichen Resultate durch Rekonstruktionen von Serienschnitten erhalten wurden, kann ich natürlich sehr wenig über die Formen und Proportionen der verschiedenen Ganglien sagen;

doch ist dieser Mangel von keiner weiteren Bedeutung, da die älteren Untersucher ihre Aufmerksamkeit hauptsächlich diesem Punkte zuwandten, der infolgedessen schon sehr gut erforscht ist.

Die Literatur bis 1877 ist bei v. IHERING (1) zu finden; ich werde nur die neueren Autoren erwähnen, sowie solche Angaben der älteren Forscher, die durch spätere Untersuchungen noch nicht bestätigt bzw. widerlegt sind.

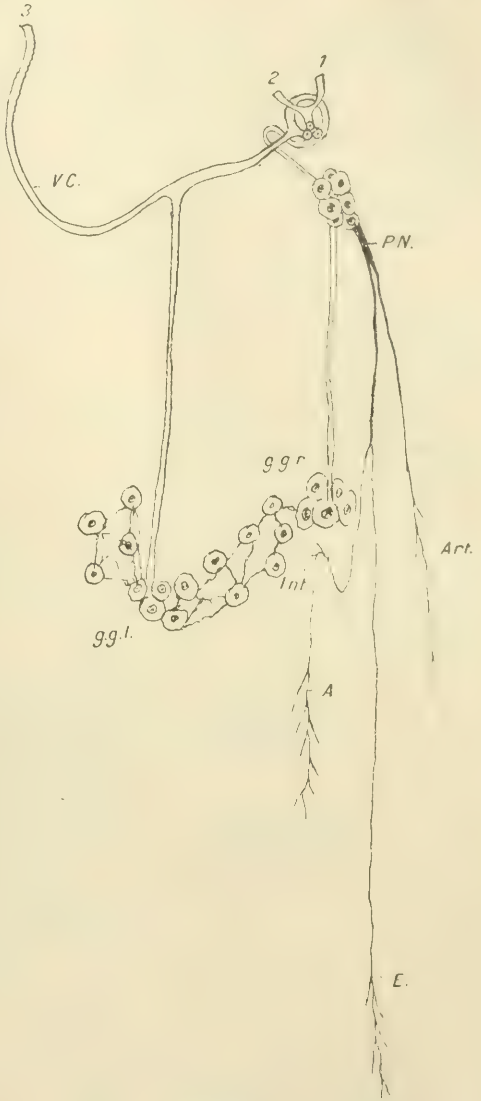
Ich werde den Ausdruck Commissur unterschiedlos für Commissuren und Connective gebrauchen, da, wie v. IHERING auseinander gesetzt hat, es keinen fundamentalen Unterschied zwischen den beiden gibt; eine Commissur ist nämlich imstande jederzeit durch das Auftreten accessorischer Ganglien in ihrem Verlauf ein Connectiv zu werden.

Die folgenden sind die Commissuren zwischen den Ganglien des Centralnervensystems.

Die Intercerebralcommissur verbindet die Cerebroidganglien (Cerebral-Pleuralganglien) über dem Oesophagus; sie ist so kurz, daß die beiden Ganglien fast ganz aneinander liegen, und sie ist immer aus drei verschiedenen Faserbündeln zusammengesetzt, wie es für *Calma cavolini* unter dem Titel »innere Anatomie des Centralnervensystems« weiter unten beschrieben werden soll.

Die Cerebropedal- und Pleuro- (oder Viscero-) pedalcommissuren sind immer gekreuzt. Die erstere verläßt den obersten Teil des Cerebropleuralganglions vor der Pleuropedalcommissur, aber sie läuft mehr direkt nach rückwärts, so daß sie in das Pedalganglion an der inneren, ventralen Seite der Pleuropedalcommissur eintritt; diese letztere ist immer mit einem kleinen Nerven (Taf. XVII, Fig. 17 Pl_1) verbunden, der eine Anzahl von Ganglienzellen nahe an seinem proximalen Ende haben kann. Beide Commissuren sind sehr kurz (Fig. 5, 12, 13, 14).

Die Visceralcommissur, von andern Autoren, z. B. MACFARLAND (2), auch Pleuralcommissur genannt, ist ein ziemlich langer Strang, der gewöhnlich die pleuralen Teile der Cerebroidganglien an ihren hinteren Enden verläßt, aber auch ventralwärts nahe bei den Pleuropedalcommissuren seine Ursprungsstellen haben kann (Taf. XVI, Fig. 5 *V.C*). *Janus cristatus* unterscheidet sich dadurch von allen andern untersuchten Tieren, daß die Visceralcommissur dem Cerebroidganglion an der linken Seite, wie gewöhnlich, mit einer Wurzel anhängt; an der rechten Seite jedoch bildet sie ziemlich komplizierte Windungen, die Ganglienzellen enthalten, und tritt in das Cerebroidganglion mittels zweier Wurzeln ein: einer dorsoposterioren und einer ventroposterioren (Textfig. 1).



Textfig. 1.

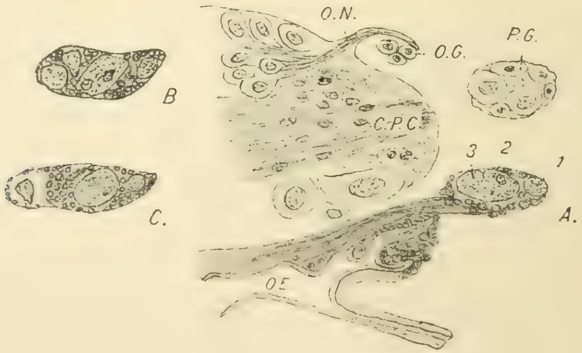
Bei den meisten der untersuchten Arten besitzt die Visceralcommissur in ihrem Verlauf eine kleine Gruppe von Ganglienzellen und gibt eine wechselnde Anzahl von asymmetrischen Nerven ab, die weiter unten besprochen werden sollen.

In Verbindung mit der Visceralcommissur möchte ich noch erwähnen, daß Lacaze-Duthiers (20) die gewöhnliche Meinung nicht teilt, nach der bestimmte Pleural-, Parietal- und Visceralcentren vorhanden seien, und zwar jedes mit seinem bestimmten Innervationsgebiet; er sieht diese ganze Reihe von Ganglien als ein Centrum an und nennt es das asymmetrische Centrum im Gegensatz zu den symmetrischen Buccal-, Cerebral- und Pedalcentren. Die Zahl der Ganglien in dem asymmetrischen Centrum wechselt; immer sind vorhanden zwei symmetrische Ganglien, die gewöhnlich Pleuralganglien genannt werden, und meistens drei andre, asymmetrisch angeordnete. Die Mantel- und Visceralnerven brauchen nicht von irgend einem besonderen dieser Ganglien zu entspringen und können sogar von den zwischen ihnen befindlichen Commissuren ihren Ausgang nehmen.

Nach dieser Anschauung ist es von geringerer Wichtigkeit, zu versuchen, die Homologie des kleinen Ganglions, das meist in der Visceralcommissur der Äolidier gefunden wird, zu verfolgen; es kann irgend eins der drei Mittelganglien des asymmetrischen Centrums sein; daß es das Homologon eines der vorderen Ganglien (Pleuralganglion) sei, ist unwahrscheinlich, da diese schon bei den Bullidae ganz dicht am Cerebralganglion liegen. Man könnte nun sagen, daß dieses kleine Visceralganglion der Äolidier neu erworben sei, da wir bei *Tritonia* ein solches Ganglion nicht finden. Aber gegen diese Ansicht spricht die Tatsache (wenn wir Pelseneers Klassifikation als das Richtige annehmen), daß auch bei den Dorididae, den andern Abkömmlingen der *Tritonia*-ähnlichen Vorfahren, ein solches Visceralganglion gefunden wird.

Die Pedalcommissur ist bei den Äolidiern ziemlich lang und bei den Tritoniaden noch viel länger. In ihr sind von mir keine Ganglienzellen aufgefunden worden.

Die Buccalcommissuren sind immer lang; bei den Äolidiern ist jeder Strang einfach, während bei den Tritoniaden die Commissur sofort bei ihrem Austritt aus dem Cerebralganglion einen Nerven abspaltet, der sie den ganzen Weg zum Buccalganglion begleitet; die Commissur mit diesem Nerven, wie auch verschiedene andre Nerven, die späterhin von der Commissur abgegeben werden, sind in eine Muskelscheide eingeschlossen (Textfig. 2 *A.B.C*); diese letzteren Verzweigungen der Commissur innervieren die Muskelscheide, die sie umgibt, und können auch wieder in die Commissur eintreten. Der Nerv, der zuerst abgegeben wird, läuft nach rückwärts an den Buccalganglien seitwärts vorbei, und tritt, immer noch mit der Muskelscheide, in den



Textfig. 2.

Pharynx ein. Die Buccalcommissur verläßt die Muskelscheide gerade, bevor sie in das Buccalganglion eintritt.

Neben den oben beschriebenen Commissuren werden noch zwei andre allgemein beschrieben: eine zwischen den Pedalganglien und eine andre zwischen den pleuralen Teilen des Cerebroidganglions. Diese beiden haben sehr verschiedene Namen von den verschiedenen Autoren erhalten, und ich muß sie einer Besprechung unterziehen, um Verwirrung zu vermeiden. Von Ihering (1) war der erste, der die Ausdrücke »subcerebral« und »parapedal« gebrauchte, welche beiden Namen er in bezug auf eine Interpedalcommissur anwendete.

Auf S. 161 seiner »Anatomie und Phylogenie der Mollusken« definiert er »subcerebral« wie folgt: ». . . . welche ich als Subcerebralcommissur bezeichne, tritt aus dem Cerebralganglion, wobei sie aber eine Strecke weit durch das Pedalganglion hindurchtritt, so daß sie äußerlich aus diesem hervorkommt und scheinbar aus ihm entspringt«. Eine solche »Subcerebralcommissur« findet er bei seinen »Phanerobranchiern«. Sie begleitet die Pedalcommissur, umgibt die Pedalarterie nicht und besitzt keinen von ihr ausgehenden Nerven.

Auf S. 163 desselben Werkes definiert v. Ihering die Parapedalcommissur als eine Anastomose zweier Pedalnerven; eine solche Parapedalcommissur findet er bei seinen »Steganobranchiern« und »Branchiopneusten«; sie ist länger als die Pedalcommissur, umgibt die Pedalarterie und läßt einen Nerven aus sich hervorgehen.

Gegenwärtig haben diese Bezeichnungen ihre Bedeutung gänzlich geändert: Pelseneer (3) ist der Ansicht, daß die Subcerebralcommissur v. Iherings als Parapedalcommissur angesehen werden kann, die nach und nach kürzer geworden ist und ihren Nerven verloren hat; er nennt diese Interpedalcommissur »parapedal« und wendet die Bezeichnung »subcerebral« auf eine feine Commissur an, welche die Cerebroidganglien unter dem Oesophagus vereinigt.

Ich werde die Bezeichnungen »subcerebral« und »parapedal« dem Vorgange Pelseneers gemäß anwenden.

Bergh (4) gebrauchte 1877 die Bezeichnung Commissura pediaea-cerebralis, 1882 die Bezeichnung Subcerebropedalcommissur und auch einfach Subcerebralcommissur. In allen Fällen beabsichtigt er damit, die Pedal- plus Parapedalcommissur zu bezeichnen, was man leicht bei einer Prüfung seiner Figuren von verschiedenen Centralnervensystemen, z. B. des von *Acanthopsole lugubris* (5), sehen kann. Nur 1891 benutzte Bergh (6) den Ausdruck subcerebral in dem Sinne, in dem v. Ihering ihn gebraucht, d. h. für die Parapedalcommissur (Pelseneer).

Trinchese (7) wendet den Namen Subcerebralcommissur immer für die Parapedalcommissur (Pelseneer) an.

Eine Parapedalcommissur (Fig. 5, 13, 14 *P.P.C*) ist, wie wohl bekannt ist, immer bei den Äolidiern und Tritoniaden vorhanden; sie ist von derselben Länge wie die Pedalcommissur, ist jedoch viel dünner.

Eine Subcerebralcommissur, d. h. eine die Cerebroidganglien unter dem Oesophagus verbindende Commissur, ist von verschiedenen Autoren für *Marionia*, *Tritonia*, *Pleurobranchea*, *Phyllirhoë*, *Tethys* und eine Anzahl andrer Nudibranchier beschrieben worden. Vayssière (8) beschrieb eine solche Commissur auch für *Facelina coronata*.

Ich erwartete, sie wenigstens bei *Tritonia* und *Marionia* zu finden, für welche Genera sie von verschiedenen Autoren beschrieben worden ist, doch ist es mir nicht möglich gewesen, sie bei irgend einem der von mir untersuchten Tiere aufzufinden.

Ich habe eine solche Commissur weder bei den Äolidiern [bei dieser Gruppe sollen nur *Facelina coronata* nach Vayssière (8) und *Acanthopsole lugubris* nach der Figur von Bergh (5) eine solche Subcerebralcommissur besitzen], noch bei den Tritoniaden, von deren Vertretern man allgemein annimmt, daß sie eine solche Commissur haben, aufgefunden.

Die beiden oben erwähnten Äolidier gehören zu den Facelininae. Diese Gruppe steht, sowohl was das Circulationssystem als auch das Nervensystem anbelangt, in der Mitte zwischen den andern von mir untersuchten Äolidiern und den Tritoniaden.

Ich selbst habe *Facelina drummondi* studiert und habe nicht vermocht, wie schon oben erwähnt, eine Subcerebralcommissur oder irgend etwas, was in Zergliederungen dafür gehalten werden könnte, zu finden.

Bei den Tritoniaden ist es möglich, daß der Nerv, der, wie schon weiter oben bemerkt wurde, die Cerebrobuccalcommissur begleitet, für eine besondere (eben die fragliche Subcerebral-) Commissur angesehen worden ist.

Ich bin in meiner Ansicht, daß die Äolidier und Tritoniaden keine Subcerebralcommissur besitzen, durch die Tatsache bestärkt worden, daß weder v. Ihering (seine Subcerebral- wird von mir nach Pelseneer Parapedalcommissur genannt) noch Alder und Hancock (9) sie beschreiben, obgleich ihre Beschreibungen in der Reihe der besten stehen, die wir besitzen.

Nervenwurzeln im Centralnervensystem.
(Hierzu Taf. XVI, Fig. 5 und Taf. XVII, Fig. 13.)

Entgegen der Ansicht, die ich mir nach einem Studium der Abbildungen des Centralnervensystems gebildet hatte, wie sie von Bergh, Trinchese, Alder und Hancock, Pelseneer, Vayssière und andern gegeben worden sind, fand ich dieselben Nerven stets in allen den Genera wiederkehren. Der einzige Unterschied zwischen der Zahl der Nerven bei den Äolidiern und Tritoniaden ist der, daß die beiden letzten Pedalnerven (*P.3* und *P.4*) der letzteren Gruppe in der ersteren nur durch einen einzigen (*P.3*) repräsentiert werden. In der Gruppe der Äolidier selbst besteht noch der Unterschied, daß *C.4* wie z. B. bei *Facelina* und *Calma* fehlen kann.

Der cerebrale Teil des Cerebroidganglions gibt außer einem optischen und akustischen Nerven vier Nerven ab; der pleurale Teil läßt einen Nerven aus seinem hinteren Ende und einen aus der Pleuropedalcommissur entspringen.

Periphere Verteilung der Nerven.
(Hierzu Fig. 5, 12, 13, 14.)

C. 1 ist einer der dicksten Nerven und verläßt das Cerebralganglion (d. h. den cerebralen Teil des Cerebroids) etwas dorsal an seinem vorderen Ende; er läuft nach vorn entlang dem äußeren oberen Rande des Pharynx zu der Basis des Rhinophors, wo er in ein ziemlich großes Ganglion anschwillt, das wohlbekannte Rhinophorganglion. Von dem letzteren geht eine Anzahl von dicken Nerven in den Rhinophor hinein. Bei *Calma cavolini* wird ein schmaler Nerv von der Basis des Rhinophorganglions nach der inneren hinteren Basis des Rhinophors abgegeben.

C. 1 besitzt bei allen untersuchten Äolidiern einen feinen Strang, der ihn mit dem später zu beschreibenden Nerven *Pl. 1* verbindet. Diesen Verbindungsstrang werde ich die »äußere Commissur« nennen.

Bei *Tritonia plebeia* gibt *C. 1* nahe an seinem Ursprung einen kleinen Nerven ab (Fig. 13); der Hauptast geht zum Rhinophorganglion, während der kleine nach vorn in die Rhinophorscheide verläuft; aus dieser Scheide konnte ein kleiner Nerv (Fig. 13 *S. 1*) bis zum optischen Nerven verfolgt werden, und es sind zweifellos diese beiden Nerven, die Ihering für den optischen Nerven selbst hielt. Er sagt nämlich, daß bei *Tritonia hombergii* der optische Nerv nicht wie gewöhnlich nahe der Ursprungsstelle der Cerebrobuccalcommissur entspringt, sondern von dem Rhinophornerven oder von dem Cerebralganglion nahe der Basis des letzteren. Ich habe die Verbindung zwischen den beiden oben erwähnten Nerven nicht gefunden, aber mein Material war nicht sehr gut, und ich schließe aus einem Vergleich mit den untersuchten Äolidiern, daß sie wahrscheinlich miteinander verbunden sind, so daß wir auch bei den Tritoniaden eine »äußere Commissur« haben würden.

C. 2 ist etwas dünner als *C. 1* und verläßt das Cerebroidganglion etwas mehr nach hinten zu. Er verläuft entlang der Seite des Pharynx, gibt einen schwachen Zweig an die Seite des Körpers ab und teilt sich in zwei mehr oder weniger gleiche Teile; der innere der beiden läuft nach vorn und verzweigt sich nach den äußeren Teilen des Mundes und dem Vorderteil des Kopfes. Bei *Calma cavolini* sendet er auch einen schwachen Ast zum Mundrohr. Der äußere Teil biegt sich nach außen und tritt in den Mundtentakel ein, indem er die vordere Wand dieses Organs innerviert.

C. 2 kann auch mit der »äußeren Commissur« verbunden sein.

C. 3 ist von ungefähr derselben Größe wie *C. 2* und hat denselben Verlauf wie dieser; er verläßt das Cerebroidganglion gerade hinter *C. 2* und läuft vorwärts unter dem letzteren bis zur Mundgegend; hier gibt er einen Zweig an die äußeren Teile des Mundes ab und, nachdem er sich in zwei ungefähr gleiche Stämme gespalten hat, geht er in den Mundtentakel, dessen hintere Wand er innerviert.

C. 3 kann mit der »äußeren Commissur« verbunden sein.

C. 4 ist ein schwacher Nerv, der das Cerebroidganglion gerade vor der Cerebrobuccalcommissur verläßt. Er ist nicht immer vorhanden; so z. B. fehlt er bei *Calma cavolini* und *Facelina drummondi*. Wenn er auftritt, innerviert er, wie auch *Pl. 1*, die Retractormuskeln des Pharynx, eine Muskelschicht, die nach hinten zu an der dorsolateralen Körperwand und nach vorn zu am vorderen ventralen Ende des Pharynx befestigt ist. *C. 4* kann nach vorn in dieses Muskelband nach den inneren Teilen des Mundes zu verlaufen; auch er kann mit der »äußeren Commissur« verbunden sein.

Der optische Nerv tritt aus dem Cerebroidganglion am meisten dorsal von allen seinen Nerven gerade vor der Cerebropedalcommissur heraus. Er besitzt meist ein kleines Ganglion nahe an seiner Ursprungsstelle, aber dieses ist nicht überall vorhanden (*Coryphella lineata* z. B. hat keins). Entweder dieses Ganglion (bei *Rizzolia peregrina*) oder

der Nerv zwischen dem Ganglion und dem Auge (bei *Tritonia plebeia*) kann mit der »äußeren Commissur« verbunden sein.

Der akustische Nerv verläßt das Cerebroidganglion seitlich nahe der Cerebropedalcommissur.

Um die Beschreibung der Cerebralnerven zu beenden, möchte ich erwähnen, daß die Verzweigungen von *C. 2* und *C. 3*, die bei den Äolidiern in den Mundtentakel gehen, bei den Tritoniaden das Kopfsegel innervieren, so daß wir diese beiden Organe (Mundtentakel und Kopfsegel) als homolog ansehen können.

Die Nerven, die ALDER und HANCOCK in ihrer Figur von *Eolis papillosa* mit *2* und *3* bezeichneten, stimmen in ihrer Verteilung mit meinem *C. 2* überein.

Pleuralnerven. Bei den Äolidiern ist *Pl. 1*, wie schon oben erwähnt wurde, ein schwacher Nerv, der von der Pleuropedalcommissur abgegeben wird. Er ist bei allen von mir untersuchten Tieren vorhanden, hat aber bei den verschiedenen Tieren ganz verschiedene Verbindungen mit den Cerebralnerven, eine Tatsache, die auf die Feinheit dieser Verbindungen und die sich daraus ergebende Schwierigkeit, sie in nicht ganz hervorragend gut konservierten und gefärbten Schnitten zu verfolgen, möglicherweise zurückgeführt werden kann.

Überall besteht eine Verbindung zwischen *Pl. 1* und dem Rhinophornerven, und diese Verbindung habe ich schon weiter oben »äußere Commissur« genannt. Bei *Coryphella lineata* besitzt sie Verbindungen mit allen Cerebralnerven, ausgenommen mit dem optischen und dem akustischen Nerv; bei *Rizzolia peregrina* konnte ein solcher Zweig auch nach dem optischen Ganglion verfolgt werden und bei *Calma cavolini* einer zur Cerebrobuccalcommissur (Fig. 5 u. 12 *A.C*).

Pl. 1 innerviert die Retractormuskeln des Pharynx, aber sowohl er, wie auch die »äußere Commissur« können Zweige nach der dorsalen Kopfhaut aussenden (Fig. 12 *S′*, *S″*, *S‴*).

Bei *Tritonia plebeia* scheint *Pl. 1* durch zwei Nerven (*Pl. 1* und *P.x* der Fig. 13) vertreten zu werden, obgleich ich nicht genau sagen kann, daß *P.x* in die Pleuropedalcommissur eintritt. *Pl. 1* verschmilzt mit dem optischen Nerven, während *P.x* zuerst einen Zweig (*S. 1″*) nach den Retractormuskeln des Pharynx abgibt und dann auch mit dem optischen Nerven verschmilzt. Dieser letztere gibt einen Zweig (*S. 1′*) nach dem dorsalen Teile des Kopfes in die Region des Auges und einen andern (*S. 1*) nach der Rhinophorscheide ab, wo er möglicherweise, wie oben auseinandergesetzt wurde, mit dem Rhinophornerven verbunden ist. Aus der Verteilung von *Pl. 1* und *P.x* ergibt sich, daß *S. 1″* wahrscheinlich mit *Pl. 1* der Äolidier homolog ist, und daß *S. 1* wahrscheinlich die »äußere Commissur« zwischen *Pl. 1* (d. h. *S. 1″*) und dem Rhinophornerven darstellt.

Pelseneer (3) beschreibt einen solchen Nerven, der von der Pleuropedalcommissur entspringt und sich nach der Seite des Kopfes erstreckt, für *Actaeon tornatilis*, und Meisenheimer (10) einen ähnlichen für verschiedene Pteropoden. Sie beschreiben jedoch keine Verbindungen zwischen ihm und den Cerebralnerven.

Pl. 2 ist ein großer Nerv, der den pleuralen Teil des Cerebroidganglions an seinem hinteren Ende verläßt. Eine Diskussion der Literatur über die Verbreitung dieses Nerven ist zu finden bei Herdman und Clubb (11), so daß ich nur die gegenwärtig darüber herrschende Meinung zu erwähnen brauche. Da sein Verhalten für beide Gruppen verschieden ist, müssen wir ihn getrennt betrachten.

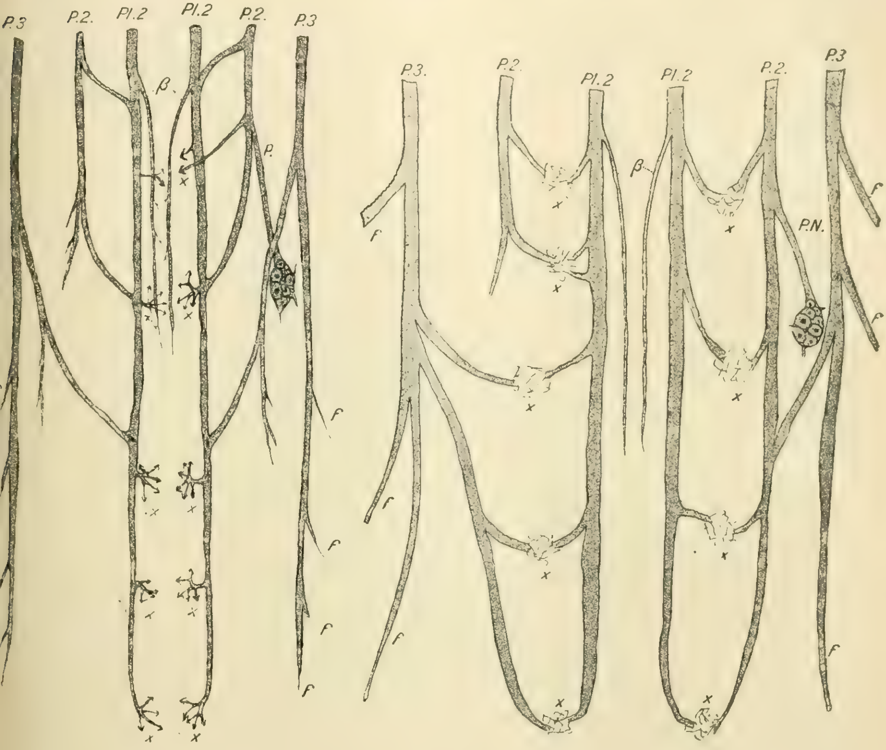
Bei den Tritoniaden nehmen Herdman und Clubb die Resultate Vayssières (12) an, daß nämlich (bei *Marionia*) der Pleuralnerv der Hauptnerv nach der lateralen Körperwand ist, von der die Cerata entspringen, daß aber auch Zweige des Penisnerven und seines Homologons auf der andern Seite diese selbe Region innervieren, d. h. daß bei *Marionia* die Innervation der Cerata in der Hauptsache pleural ist, aber daß auch eine geringer ausgebildete pedale Innervation an dieser Stelle vorhanden ist.

Ich finde, daß die Innervation der Cerata von *Tritonia plebeia* und von *Marionia quadrilatera* rein pleural ist. Bei der ersteren ist es nur der eine Pleuralnerv, *Pl. 2*, der diese Ausbreitung hat, während es bei *Marionia* noch einen andern, ziemlich starken Pleuralnerven gibt, der den pleuralen Teil des Cerebroidganglions seitlich verläßt und die vorderen Gruppen der Cerata innerviert. Eine Anastomose mit Pedalnerven ist hier nicht vorhanden.

Bei den Äolidiern hat *Pl. 2* ganz andre Beziehungen. Er hat meist (bei allen untersuchten Tieren, mit Ausnahme von *Facelina drummondi*, die weiter unten beschrieben werden soll), sobald er das Cerebroidganglion verläßt, einen ziemlich dicken Ast (Fig. 5), der ihn mit dem zweiten Pedalnerven, *P. 2*, der den Penisnerv abgibt, verbindet.

Sowohl von *Pl. 2* als auch *P. 2* werden dann Zweige nach der lateralen Körperwand abgegeben, wo sie wieder miteinander anastomosieren können, ehe sie in die Cerata eintreten. Ungefähr in der Mitte des Körpers wendet sich *P. 2* aufwärts und verschmilzt mit *Pl. 2*. Weiter rückwärts ist es dann dieser zusammengesetzte Nerv und *P. 3*, die die anastomosierenden Zweige zu den Cerata senden.

Bei *Calma cavolini* gibt nur *Pl. 2* Zweige nach den Cerata ab, aber außer der gewöhnlichen Anastomose von *Pl. 2* und *P. 2*, die oben beschrieben wurde, empfängt *Pl. 2* auch den größeren Teil von *P. 2* und einen starken Ast von *P. 3*. *Calma* scheint in dieser Beziehung am höchsten zu stehen, wogegen *Facelina drummondi* die niedrigste der untersuchten Arten ist. Ich will hier auch noch wiederholen, daß ebenso in bezug auf ihr Blutgefäßsystem *Facelina* in der Mitte steht zwischen *Tritonia* und den andern untersuchten Aeolididae.



Textfig. 3.

Bei *Facelina* (Textfig. 3 *A*) ist die vordere Anastomose von *Pl. 2* und *P. 2* noch nicht so gut entwickelt, wie bei den andern Arten; es ist wohl eine Anastomose vorhanden, aber sie ist nur ausgebildet zwischen dünnen Zweigen der in Frage stehenden Nerven und das nur in der Haut an der Basis der Cerata.

Die Zahl der Nerven, die in jedes Ceras eintreten, scheint ganz unbestimmt zu sein. Ich habe Hepatocerata gefunden, in die ein, zwei oder auch drei Nerven eintreten.

Die ausgedehntesten und allein sorgfältigen Resultate über die Innervation der Cerata bei den Nudibranchiern sind die von Herdman und Clubb (11). Diese Autoren haben gefunden, daß bei *Facelina drummondi* die Pedalganglien die hauptsächlichsten in Betracht kommenden Centren wären, daß aber auch ein dünner Pleuralnerv an jeder Seite vorhanden wäre, der auch ganz selbständig die Cerata innerviere. Es entging der Aufmerksamkeit dieser Forscher, daß diese beiden Nerven in der Haut an der Basis der Cerata miteinander anastomosieren.

Bei *Tergipes despecta* beschrieben Herdman und Clubb (11) eine vollständig pedale Innervation der Cerata.

Nach dem augenblicklichen Stand unsrer Kenntnis werden sowohl die Parieto- wie auch die Hepatocerata auf zweierlei Weise innerviert. Erstere haben entweder eine vollständig pleurale (meine Ergebnisse für *Tritonia plebeia* und *Marionia quadrilatera* im Gegensatz zu denen von Vayssière) oder eine gemischte pedale und pleurale Innervation (*Dendronotus*); letztere haben entweder eine gemischte pleurale und pedale (die meisten Äolidier) oder eine vollständig pedale Innervation (*Tergipes*, Herdman und Clubb).

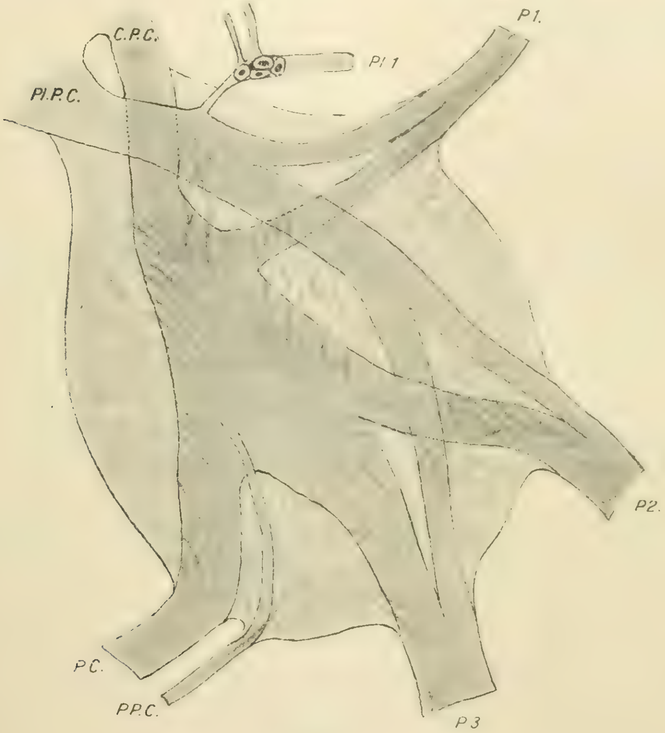
Wir sehen also, daß *Tritonia* und *Marionia* abweichen, indem sie eine rein pleurale, und *Tergipes*, indem er eine rein pedale Innervation der Cerata aufweist.

Was *Tergipes* anbetrifft, so muß ich die Richtigkeit des Resultates von Herdman und Clubb einigermaßen bezweifeln, da eine Anastomose zwischen Pedal- und Pleuralnerven überall bei den von mir untersuchten Äolidiern vorhanden ist und auch sonst noch bei andern einander fernstehenden Nudibranchierarten beschrieben wurde; Mac Farland (2) z. B. hat eine solche Anastomose für *Tethys*, Vesichelli (14) für *Phyllirhoë bucephala*, Herdman und Clubb für *Dendronotus* beschrieben.

Aber wenn auch nur Pedalnerven die Cerata innervierten, so habe ich doch für eine Anzahl Äolidier und für *Tritonia* festgestellt, daß die Fasern der Pedalnerven nicht nur aus den Pedalganglien, sondern auch aus dem pleuralen und möglicherweise auch aus dem cerebralen Teile des Cerebroidganglions hervorgehen (Textfig. 4). Wenn wir nun annehmen können, daß das Pedalganglion von *Tergipes* dieselbe Struktur hat, so können wir sagen: selbst wenn seine Cerata nur durch Pedalnerven innerviert werden sollten, müssen doch auch Fasern aus dem Cerebroidganglion vorhanden sein, die an der Innervation teilnehmen.

Tritonia dagegen läßt sich nicht auf diese Weise mit den übrigen Genera in Einklang bringen; auch hier sind die Pedalnerven gemischter Natur, aber nicht diese, sondern Pleuralnerven innervieren die Cerata, und diese Pleuralnerven enthalten keine Pedalfasern, da der Pleuropedalcommissur keine Pedalfasern beigemischt sind.

Ich will nun versuchen, die Verschiedenheit der Innervation der Cerata bei den verschiedenen Tieren zu erklären. Bei den Äolidiern sind die Cerata sehr erectionsfähig, sie können aufgerichtet und niedergelegt werden und sind mit sehr starken Ring- und Längsmuskeln versehen, bei *Tritonia* dagegen sind sie schlaff und sehr wenig muskulös. Wir beobachten nun bei der ersten Gruppe (mit erectionsfähigen Cerata), daß mit der Zunahme der Muskeln eine Zunahme von pedaler Innervation Hand in Hand geht; bei *Tritonia* dagegen gehen, wie schon oben erwähnt, keine Pedalfasern direkt zu den Cerata. Diese Verschiedenheit der Innervation ist also wahrscheinlich physiologisch zu erklären, und zwar so, daß größere, spontan erregbare Muskelmassen



Textfig. 4.

einer direkten Innervation durch Pedalfasern bedürfen. Wenig muskulöse Organe, wie es eben die Cerata von *Tritonia* sind, brauchen also nicht direkt von Pedalfasern innerviert zu werden, sondern der peripherische Nervenplexus überträgt den Reiz von den Pedalnervenendigungen zu den Muskeln.

Ich halte also trotz Innervationsunterschieden die Cerata (Parieto- sowohl wie Hepatocerata) bei allen Nudibranchiern für homologe Organe, die, infolge eines Wechsels des Habitus, auch die Art der Innervation gewechselt haben.

Man nimmt jetzt allgemein mit Pelseneer an, daß die Äolidier sich aus den Tritoniaden entwickelt haben, und wir würden also die pleurale Innervation dieser Tiere als die phylogenetisch ältere anzusehen haben. Hieraus jedoch folgt nicht, daß die Cerata homolog mit dem Mantel andrer Mollusken sind. Denn wenn wir sehen, daß das Homologon des Pallealnerven aus der Visceralcommissur und nicht vom Pleuralganglion entspringt (wie ich es nachher beim sympathischen Nervensystem beschreiben werde), haben wir doch einigen Grund, zu behaupten, daß die Cerata nicht pallealen Ursprunges sind.

Da aber die ursprüngliche Innervation der Cerata pleural ist, so können sie anderseits auf keinen Fall pedalen Ursprunges sein, so daß wir sie als spezialisierte Auswüchse der Körperwand ansehen müssen, die bei keinen weiteren Mollusken als den Nudibranchiern vorhanden sind.

Pedalnerven. *P. 1* ist dünner wie *P. 2* und *P. 3*, verläßt das Pedalganglion an seiner vorderen Seite und steht niemals in irgendwelchem Zusammenhange mit dem Pleuralnerven *Pl. 2.* Er innerviert den vorderen Teil des Fußes.

P. 2 ist ein starker Nerv, der seitlich aus dem Pedalganglion heraustritt. An der rechten Seite gibt *P. 2* einen Ast ab zum Penisganglion und kleinere Zweige nach der Körperwand. An der linken Seite ist *P. 2* dünner als sein Homologon auf der rechten Seite und innerviert nur die Körperwand. Wie schon oben erwähnt, bildet *P. 2* mit Ausnahme der Tritoniaden und vielleicht der Tergipedinae an jeder Seite eine Anastomose mit dem unteren Pleuralnerven und trägt somit dazu bei, die Cerata zu innervieren.

P. 3 ist bei den Äolidiern ein großer Nerv, der das mittlere und hintere Ende des Fußes innerviert; auch er bildet Anastomosen mit *Pl. 2* (Textfig. 3 *B*).

Bei den Tritoniaden ist *P. 3* durch zwei Nerven vertreten: durch *P. 3*, der nach der Mitte und durch *P. 4*, der nach dem Hinterende des Fußes sich erstreckt. Weder *P. 3* noch *P. 4* der Tritoniaden haben irgend eine Verbindung mit *Pl. 2*.

An dieser Stelle möchte ich bemerken, daß ich keinen Versuch gemacht habe, die Nerven als sensorische oder motorische zu klassifizieren. Eine solche Unterscheidung vorzunehmen ist nämlich unmöglich, da alle Nerven, ausgenommen der akustische und vielleicht der optische, gemischter Natur sind, obgleich wir sagen können, daß einige, wie z. B. die Rhinophornerven, zum größten Teil sensorischer und andre, wie z. B. die Pedal- und Pharyngealnerven, im weitaus größten Maße motorischer Natur sind.

Sympathisches Nervensystem.

Schon ALDER und HANCOCK (9) beschrieben das Visceralnervensystem der Dorididae so gut, daß kein andrer Autor nach ihnen irgend etwas zu ihrer Beschreibung hinzugefügt hat; sie beschrieben vollkommen richtig den Visceralplexus, der auf der einen Seite mit den Buccalganglien durch zwei Paar Gastroösophagealnerven, anderseits mit dem unpaaren Visceralganglion durch verschiedene Nerven verbunden ist [vgl. (9) S. 18 und 19, Fam. I Tab. II, Fig. 13].

Bei den Äolidiern jedoch sind die Ganglien, die den Visceralplexus zusammensetzen, meist alle sehr viel kleiner und infolgedessen nach Zergliederungspräparaten schwieriger zu beschreiben. Deshalb konnten die oben zitierten Autoren über dieses System nur das sagen, daß ausgedehnte Züge von ihm gesehen werden könnten und daß die hepatischen Drüsen der Branchialpapillen (Cerata) von Nerven innerviert würden, die aus kleinen, im Pharynx liegenden Ganglien, die mit den Buccalganglien verbunden wären, herstammten [(9) S. 18 u. 19, Fam. 3 Tab. VIII, Fig. 3; Tab. XXXVIIIa, Fig. 2]. Sie meinten sicherlich, wie aus ihren Abbildungen hervorgeht, mit diesen kleinen Intrabuccalganglien nicht die Gastroösophagealganglien. Da auch ich diese Ganglien in keinem der von mir untersuchten Tiere aufgefunden habe und überdies ALDER und HANCOCK selbst ihrer nicht sicher gewesen zu sein scheinen (man vergleiche den verschiedenen Ursprung der beiden Nerven »13« und »7« in den oben zitierten Figuren mit dem Text auf S. 18 u. 19), so können wir ruhig annehmen, daß sie nicht vorhanden sind.

Die Nerven der Leberlappen der Cerata können nach PELSENEER (3) bis zu den Gastroösophagealganglien und nach v. IHERING (1) bis zur Visceralcommissur verfolgt werden.

Die einander widersprechenden Resultate dieser letzten beiden

Forscher kamen dadurch zustande, daß jeder von ihnen einen Teil des Visceralsystems sah, das der andre nicht bemerkte, was aus meiner untenstehenden Beschreibung hervorgehen wird.

Aus dem Grunde, daß die Buccalnerven in den Schnitten meist durch die harten Teile des Pharynx zerrissen sind, und daß die Visceralnerven durch die Lappen der Schleimdrüse ihren Verlauf nehmen, die selbst die Farbstoffe sehr stark annimmt und außerdem in den Präparaten sehr stark schwillt, ist es sehr schwer, eine Serie zu erhalten, die uns ein Bild von dem vollständigen System gibt. Ich besitze jedoch eine solche Serie von *Favorinus albus* (Fig. 14) und genug Fragmente von andern Tieren, so daß ich sicher zu gehen glaube, wenn ich annehme, daß das sympathische Nervensystem, wie ich es hier beschreiben werde, auch bei den andern Äolidiern vorhanden ist. Es ist ganz ähnlich dem sympathischen System der Dorididen (9) und wenigstens in seinen Verbindungen mit dem Centralnervensystem der Beschreibung, die LACAZE-DUTHIERS (20) für verschiedene Bullidae gibt; der auf dem Verdauungskanal liegende Plexus kann natürlich nach Schnitten nicht gut beschrieben werden. Er ist auf Zergliederungen viel besser zu sehen, und ich möchte auf die schönen Figuren von LACAZE-DUTHIERS (20) verweisen. Über die Form des Darmplexus kann ich beinahe gar nichts sagen.

Im folgenden gebe ich die Beschreibung für *Favorinus albus*:

Die Cerebrobuccalcommissur verläßt das Cerebroidganglion gerade hinter der Ursprungsstelle des vierten Nerven (*C.4*) und verläuft nach vorn zum Buccalganglion, das am Vorderende des Oesophagus gelegen ist. Die Buccalganglien werden durch eine kurze dicke Commissur miteinander verbunden und geben zwei Paar Nerven ab.

Die schwächeren Nerven, die nahe dem Innenrand der Ganglien entspringen, verlaufen nach vorwärts zur Zunge (Fig. 14 *Ph.III*); die äußeren, stärkeren Nerven teilen sich jeder in zwei: ein Teil geht in den Pharynx (*Ph.II*), während der andre zum Gastroösophagealganglion verläuft. Dieses Ganglion gibt vier Nerven ab: einen (Fig. 14 *Ph.I*) zum Pharynx, einen (*S.G*) zur Speicheldrüse, einen (*Oe*) kurzen dicken zum Ösophagealplexus und einen (*Va*) langen dünnen zum Visceralplexus. Dieser letztere Nerv endet auf jeder Seite in ein großes, an der Seitenwand des Magens gelegenes Ganglion. Ich werde diese großen Ganglien »gastrische Ganglien« nennen. In das gastrische Ganglion der linken Seite (*ggl*) läuft auch der Visceralnerv (*V.1*) von dem kleinen, in der Visceralcommissur liegenden Ganglion. Bei *Favorinus* ist nur dieser eine Verbindungsnerv zwischen dem Visceralstrang und den gastrischen Ganglien vorhanden, ihrer können aber auch, wie bei *Janus cristatus* (Textfig. 1), zwei vorhanden sein (die Figur von *Janus cristatus* in Lang (25) nach Pelseneer ist in diesem Punkt verkehrt). *Janus* unterscheidet sich auch ferner noch von *Favorinus* dadurch, daß die beiden eben erwähnten Nerven den Visceralstrang an der rechten Seite verlassen und daß keine gut abgegrenzten gastrischen Ganglien vorhanden sind, sondern daß alle Ganglien des Visceralplexus aus sehr großen Ganglienzellen zusammengesetzt sind.

Von den gastrischen Ganglien aus verbreitet sich der Visceralplexus nach allen Richtungen über den Verdauungskanal und so auch zu den Leberlappen in den Cerata.

Um es noch einmal zu wiederholen: Wir haben einen Darmplexus, der mit den Gastroösophagealganglien durch zwei paarige Nerven (ein kurzes, dickes Paar vom Ösophageal- und ein langes, dünnes Paar vom gastrischen Plexus) und mit der Visceralcommissur durch einen einzelnen Nerven verbunden ist.

Außer dem Nerven, den der Visceralstrang nach dem linken gastrischen Ganglion abgibt, läßt er noch einen andern Nerven aus sich hervorgehen, der nach rückwärts durch die Lappen der Schleimdrüse verläuft und sich in der Gegend des Herzens in vier Teile teilt:

1) in einen sehr dünnen Zweig ($V.2^{I}$), der die Körperwand nahe dem After zu innervieren scheint, d. h. er wurde verfolgt, bis er in die muskulöse Körperwand eintrat und dann infolge seiner Zartheit verloren;

2) in einen ziemlich starken Zweig ($V.2^{II}$), der der vorderen Arterie entlang bis ins Herz verläuft;

3) in einen zarten Zweig ($V.2^{III}$), der auch in der Körperwand nahe beim After verloren wurde.

4) in den stärksten Zweig ($V.2^{IV}$), der nach rückwärts zum Enddarm verläuft.

Wenn wir die oben beschriebene Visceralcommissur mit dem Visceralstrang der Bulliden vergleichen, von denen man annimmt, sie seien die Vorfahren der Äolidier, und deren Arten noch Mäntel besitzen, so finden wir eine genaue Parallele zwischen den beiden Gruppen. Lacaze-Duthiers beschreibt Formen (*Acera bullata*), bei denen die viscerogastrischen Commissuren von der linken Seite des Körpers entspringen, ähnlich verhält sich *Calma cavolini*; er beschreibt ferner andre (*Philine aperta*), die diese Commissuren an der rechten Körperseite haben; bei *Coryphella lineata* liegen dieselben Verhältnisse vor. Bei andern von ihm beschriebenen Formen (*Haminea hydatis*) haben die viscerogastrische Commissur und der Pallealnerv einen gemeinsamen Ursprung im Visceralstrang, und diese Verhältnisse finden ihre Parallele bei *Janus cristatus,* obgleich dieses Tier sich dadurch unterscheidet, daß es zwei viscerogastrische Commissuren besitzt (Textfig. 1); bei andern (*Philine aperta*) entspringen die Palleal- und viscerogastrischen Nerven getrennt, und diese Formen können wir mit *Favorinus* in Vergleich stellen.

Wir haben gesehen, daß der Nerv *V.2* diejenigen Organe innerviert, die im Mantel der manteltragenden Mollusken liegen, und daß er denselben unbestimmten Ursprung hat, wie der Pallealnerv der Bullidae. Wir können demnach *V.2* für einen Pallealnerven halten, und seine Existenz würde beweisen, daß sich die Äolidier aus manteltragenden Gastropoden entwickelt haben.

Neben dem oben beschriebenen Darmplexus ist noch ein andrer Plexus vorhanden, der von ihm getrennt zu sein scheint: der Genitalplexus. Das Hauptganglion dieses Plexus ist das Penisganglion, das mit dem Pedalganglion durch den Nerven *P.2* der rechten Seite verbunden ist. Vom Penisganglion aus breiten sich Nerven, die Ganglienzellen enthalten, über die Schleimdrüse und den Zwittergang und höchstwahrscheinlich auch über die Zwitterdrüse aus. Dieser Plexus hat bei einigen Species einen besonderen (Genital-) Nerven, der seinen, auf die Zwitterdrüse sich erstreckenden Teil mit der Visceralcommissur verbindet (z. B. *Coryphella lineata,* Fig. 5 *G.N*). Bei *Favorinus albus* gibt es keinen besonderen Genitalnerven, und ich bin nicht imstande zu sagen, woher die Visceralfasern stammen. Solche Fasern müssen doch vorhanden sein, da sie bei so vielen andern Tieren den Genitalplexus mit dem Visceralstrang verbinden. Der Nerv *V.2* durchläuft die Lappen der Schleimdrüse und kann möglicherweise Fasern nach dem Genitalplexus abgeben; dies halte ich aber für unwahrscheinlich, da *V.2* sonst in seiner Verbreitung einem Pallealnerven entspricht. Viel wahrscheinlicher ist es, daß der Genitalplexus mit *V.1* durch den Darmplexus verbunden ist; hierfür spricht die Tatsache, daß bei *Coryphella lineata* der Genitalnerv auch feine Zweige nach dem Darm abgibt, d. h., daß der Genitalplexus mit dem Darmplexus verbunden ist.

Die Visceralcommissur kann also Nerven nach drei Centren abgeben: an die Mantelorgane, den Darmplexus und den Genitalplexus. Es kommen folgende drei Modi vor:

1) ein Nerv versorgt Mantelorgane, Darmplexus und Genitalplexus (z. B. bei *Tritonia*);

2) ein Nerv versorgt Mantelorgane, und ein zweiter Nerv versorgt Darmplexus und Genitalplexus zugleich (z. B. bei *Favorinus albus*);

3) ein unpaarer, medianer Nerv versorgt hauptsächlich den Genitalplexus, gibt aber auch kleine Zweige an den Darmplexus ab, während zwei andre, rechts und links von diesem entspringend, hauptsächlich den Darmplexus versorgen, jedoch auch an die Mantelorgane Zweige abgeben (z. B. bei *Coryphella lineata*).

Allgemeines über das Nervensystem.

Centralnervensystem: Bis heute ist unsre Kenntnis von der inneren Struktur der Ganglien der Gasteropoden sehr beschränkt.

Trinchese beschrieb verschieden große Ganglienzellen für eine Anzahl von Tieren, sagte aber nichts über die Verteilung der Nervenfasern.

Von Ihering glaubte, die Parapedalcommissur (er nannte sie subcerebral) durch das Pedalganglion in das Cerebralganglion verfolgen zu können und behauptete, daß sich die Pedalcommissur in die Pleuropedal- und die Cerebropedalcommissur teilt.

Das ist so ziemlich alles, was wir über diesen Gegenstand wissen.

Es ist durch die Anwendung der modifizierten Heidenhain-Methode, wie ich sie in dem Kapitel »Technik« beschrieben habe, möglich gewesen, einige Kenntnisse zu erlangen über den Verlauf, den die Nervenfasern nehmen, nachdem sie in die Ganglien eingetreten sind. Ich werde diese innere Anatomie für das Centralnervensystem von *Calma cavolini* beschreiben. Ich muß mich leider auf dieses eine Tier beschränken, da ich unglücklicherweise nur sehr wenige Serien besitze, die genau nach der beschriebenen Methode behandelt wurden. Von diesen sind noch dazu einige zu dick und andre zu dünn geschnitten, um die intercerebralen Nervenbündel gut zu verfolgen. Die Schnitte müssen so dünn wie möglich sein, um solche Nervenbündel, die in derselben Richtung senkrecht zur Schnittfläche verlaufen, gut voneinander unterscheiden zu können. Sie dürfen jedoch auch nicht zu dünn sein, da dann die Bündel meistens zerrissen werden, und man nicht mehr mit Bestimmtheit behaupten kann, ob sie untereinander verbunden sind oder nicht; 5 μ starke Schnitte scheinen die am meisten geeigneten zu sein.

Pedalganglien (Textfig. 4). Beide Behauptungen v. Iherings, die ich oben anführte, sind nicht ganz richtig. Die Parapedalcommissur ist zusammengesetzt aus Nervenfasern, die sowohl von der Cerebropedalcommissur herstammen, als auch sich als dicke Fortsätze einer

Zahl nach hinten gelegener Pedalganglienzellen darstellen. Es kann sein, daß die zuerst erwähnten Fasern der Parapedalcommissur in das Cerebralganglion durch die Cerebropedalcommissur eintreten. Man kann jedoch hierüber nichts genaueres aussagen, da sie aus dem großen Fasernbündel herauskommen, das teilweise aus der Cerebropedalcommissur und teilweise aus Pedalganglienzellen sich herleitet. Die Parapedalcommissur kann also entweder gänzlich aus Pedalfasern oder aus miteinander vermischten Pedal- und Cerebralfasern zusammengesetzt sein.

Die Fortsetzung der Cerebropedalcommissur in das Pedalganglion empfängt eine große Anzahl Fasern aus Pedalganglienzellen. Wegen dieser Vermischung der Fasern unsrer Commissur mit andern aus Pedalganglienzellen (Textfig. 4) ist es unmöglich, zu sagen, wohin diese Cerebropedalcommissurfasern eigentlich gehen. Alles, was ich darüber anführen kann, ist folgendes: Das aus Cerebral- und Pedalfasern gemischte Bündel sendet Zweige nach allen drei Pedalnerven und auch in die beiden Pedalcommissuren aus.

Wenn wir nun Jordans (13) Beobachtung ins Auge fassen, daß das Cerebral- wie das Pedalcentrum für die normale Funktion der Muskeln notwendig sind, und sie mit der Tatsache verbinden, daß nur Pedalnerven in den Fuß eintreten, so müssen wir annehmen, daß wenigstens einige der Fasern der Cerebropedalcommissur in jeden der Pedalnerven eintreten.

Die Pleuropedalcommissur erhält keine Fasern aus Pedalzellen und geht nur in die Pedalnerven; sie sendet keine Fasern in die Pedalcommissuren aus (Textfig. 4).

Es ist also wahrscheinlich, daß wir in jedem Pedalnerven Fasern von allen drei Nervencentren vor uns haben. Jordan (13) fand, daß unter gewöhnlichen Umständen der Tonus der Muskeln von den Pedalganglien verstärkt wurde, während die Cerebralganglien ihn verminderten. Obgleich seine Experimente mit *Aplysia* vorgenommen wurden, die getrennte Pleuralcentren besitzt, so erwähnt er dennoch die Wirkung der Pleuralganglien nicht. Worauf nun die Funktion der Pleuralfasern in den Pedalnerven beruht, ist bis jetzt unbekannt.

Cerebroidganglia.

Gruppen von Ganglienzellen: Obgleich angenommen werden muß, daß jedes Cerebroidganglion der Äolidier und Tritoniaden aus einem vorderen cerebralen und einem hinteren pleuralen Teile zusammengesetzt ist, so haben wir doch sehr wenig Beweise dafür in der Anordnung der Ganglienzellen; diese liegen in Gruppen, die jedoch nicht scharf voneinander getrennt werden können.

Die bei weitem größte Gruppe im Cerebroidganglion ist die auf Fig. 17 als »*B*« bezeichnete. Sie sendet ihre Fasern in das Nervenbündel 13 aus und kann, wie auf der Figur angegeben ist, weder scharf von Gruppe »*A*« noch von der Pleuralgruppe »*G*« unterschieden werden. Sie ist sehr viel größer, als auf der Figur angegeben worden ist, und erstreckt sich gerade über das Ganglion bis zwischen die Gruppen »*C*« und »*E*«. Ihr vorderer Teil »*A*« ist die Ursprungsstelle des Rhinophornervenbündels und der dorsalen und ventralen Commissurbänder (*D.C.B* und *V.C.B*).

Die Gruppen »*C*«, »*E*« und »*F*« sind klein und senden Fasern aus in den Nerv *C*. 3, die Cerebrobuccalcommissur und die Cerebropedalcommissur.

»*G*« ist eine große Gruppe von sehr großen Zellen, von denen Fortsätze ausgehen in das mittlere Commissurenband (*M.C.B*), in den Nerv *Pl.2*, in die Visceralcommissur und in die Pleuropedalcommissur. Man kann jedoch, wie schon bemerkt, diese pleurale Gruppe »*G*« von der Cerebralgruppe »*B*« nicht deutlich unterscheiden.

Die kleine Gruppe »*D*« liegt dorsalwärts zwischen den Zellen der Gruppe »*G*« und ist wahrscheinlich auch eine pleurale Gruppe.

Faserbündel: Die Intercerebralcommissur besteht aus drei verschiedenen Faserbündeln. Das erste ist ein schmales Band, das seine Fasern aus einer Gruppe von Ganglienzellen »*A*«, die am vorderen Innenrande des Ganglions liegt, und auch von dem Nerven *C.1* (Bündel *8* von *C''*, Fig. 17) erhält. Dieses Bündel werde ich das »Dorsalcommissurband« nennen (*D.C.B*).

Das zweite, ventrale Band (*V.C.B*) ist nach vorn mit dem dorsalen Commissurenband verbunden und erhält so Nervenfasern von derselben Gruppe von Ganglienzellen »*A*«, die oben erwähnt wurde; es besitzt auch Ganglienzellen an seiner ventralen Oberfläche seinen ganzen Verlauf entlang. Es ist schmal und hat ein Faserband (5), das es mit dem Nerven *C.3*, und eins (7), das es mit den pleuralen und pedalen Centren durch das Bündel 14 verbindet.

Das dritte Band (*M.C.B*) ist das bei weitem größte und liegt zwischen dem ersten und zweiten; auch es empfängt Fasern von Ganglienzellen der Gruppe »*A*«, außerdem aber noch entlang seinem ganzen Verlauf Fortsätze von zahlreichen Ganglienzellen, die auf und unter ihm liegen. Es ist mit dem Nerven *C.3* durch das Bündel *4*, mit den

Pedal- und Pleuralcentren durch *19—14* und mit dem Pleuralcentrum auch durch das dicke Bündel *13—13′*, verbunden.

Die drei Intercerebralbänder können überall gefunden werden, scheinen aber bei den verschiedenen Arten eine verschiedene Anordnung zu haben. So liegt z. B. bei *Rizzolia peregrina* das Band *M.C.B* nicht zwischen den Bändern *D.C.B* und *V.C.B*, sondern ventral zu beiden. Dessen bin ich jedoch nicht ganz sicher, da ich bei keiner andern Art so gut imstande gewesen bin, die Faserbündel zu verfolgen, wie bei *Calma cavolini*. Ich bin nur der Ansicht, daß das ventrale Band von *Rizzolia* dem mittleren Band von *Calma* entspricht, sowohl wegen seiner Größe, wegen der großen Anzahl von Fortsätzen, die es aus Ganglienzellen aufnimmt, wegen seiner dicken Verbindung mit dem Pleuralcentrum, als auch wegen der Tatsache, daß das dorsale und mittlere Band von *Rizzolia* in derselben Weise durch Spaltung eines Faserbündels entsteht, wie das beim dorsalen und ventralen Band von *Calma* der Fall ist.

C.1 ist aus zwei Faserbündeln zusammengesetzt; das eine Bündel kommt aus der Gruppe »*A*«, die an seiner Basis liegt, während das andre Bündel (*2*) aus Zellen des Rhinophorganglions hervorgeht; das Band *2* teilt sich in drei, deren erstes (*2′*) zum Pleuralcentrum geht, deren zweites (*2‴*) einen Zweig (*12*) in das mittlere Commissurband entsendet und in einer kleinen Gruppe dorsal gelegener Zellen (»*D*«) nahe dem Pleuralcentrum endet, während das dritte (*2″*) zum Pedalcentrum geht, nachdem es mit dem Dorsal- und Ventralcommissurenband, bevor sich diese beiden Bänder voneinander gespalten haben, und mit dem Nerven *C.3* in Verbindung getreten ist.

C.2 scheint aus Fasern zusammengesetzt zu sein, die entweder aus Pedalganglienzellen oder aus peripher gelegenen Zellen oder aus beiden abzuleiten sind. Ein Teil seiner Fasern wendet sich durch *3′* nach *C.3*, ohne in *3″* hineinzugehen, so daß diese Fasern sicherlich von Zellen herrühren, die peripherisch liegen. Durch *3″* ist *C.2* mit den Pedal- und Pleuralcentren verbunden.

C.3 ist ein Nerv sehr gemischten Ursprunges. Er empfängt Faserbündel von *C.1* (*2″*), von *C.2* (*3′*), von der Intercerebralcommissur (*4* und *5*), von den Pleural- und Pedalcentren (*6*) und von einer Gruppe von Ganglienzellen (*C*) an seiner Basis.

Die Cerebrobuccalcommissur erhält Fasern von *C.3* (*6—21*), vom Pedalganglion (*16—15*), von der Intercerebralcommissur (*9*) und von Zellen nahe ihrem Ursprung (*E*).

Die auf den Figuren 15 und 17 dargestellten und oben beschriebenen Faserbündel scheinen durch keine Hüllmembran eingeschlossen zu sein, aber nichtsdestoweniger sind sie in den meisten Fällen sehr klar und scharf voneinander unterschieden (Fig. 15). Sie sind verschiedenartig tingiert, je nachdem sie aus dicken oder dünnen Fasern zusammengesetzt sind oder je nachdem die Fasern dicht aneinander gepreßt sind oder weit voneinander getrennt liegen.

An der mit *14* bezeichneten Stelle kommen die Bündel *19*, *7*, *2″*, *3* und *6* dicht aneinander zu liegen und tauschen untereinander Fasern aus; die Mehrzahl der Fasern verläuft jedoch so, wie durch die punktierten Linien angegeben worden ist, d. h. *2″* nach *16*, *3″* und *6* nach *17*, *7* und *19* nach *18*.

Histologisches über das Centralnervensystem.

Bevor ich das Centralnervensystem verlasse, möchte ich noch etwas über die histologische Struktur desselben sagen, obgleich es sehr schwer ist, eine genügende Kenntnis dieses Gegenstandes zu erlangen.

Ich habe die Ganglien nicht speziell in Hinsicht auf eine solche Beschreibung untersucht und kann auch deshalb nicht sehr ausführlich auf die Einzelheiten eingehen, doch ich fühle mich berechtigt, diese Beobachtungen, die ich von Zeit zu Zeit gemacht habe, zu veröffentlichen, da die Struktur der Ganglien bis jetzt sehr ungenügend bekannt ist.

Die verschiedenen Formen von Ganglienzellen findet man abgebildet bei Retzius (17) und bei Gilchrist (18). Andre Autoren brauche ich nicht zu erwähnen, indem ich mich damit begnüge, hier festzustellen, daß die gegenwärtige Meinung dahingeht, daß das Centralnetzwerk von Fasern (Neuropil) in ein Lager von Ganglienzellen eingeschlossen ist, zwischen welchen Bindegewebszellen liegen, und daß dieser ganze Komplex von einer Kapsel von Bindegewebe eingeschlossen ist. Der einzelne Neurit einer Ganglienzelle soll Collaterale nach dem Neuropil abgeben und dann in einen oder den andern der Nerven eintreten.

Ich habe die Morphologie des Neuropils schon oben beschrieben und gezeigt, daß es kein kontinuierliches Netzwerk ist, wie man bisher angenommen hat, sondern daß es, um die Isolation der einzelnen Faserzüge zu ermöglichen, in voneinander getrennte Faserbündel aufgelöst ist. Auch innerhalb dieser Bündel scheint kein Netzwerk zu bestehen, sondern die einzelnen Fasern laufen parallel zueinander. Es ist möglich, daß die verschiedenen Fasern Verbindungszweige aufweisen, doch von einem Netzwerk ist keine Spur vorhanden.

Im Neuropil findet sich ferner noch eine Anzahl Kerne, deren Bedeutung unbekannt ist. Sie sind keinesfalls Kerne solcher Zellen, die unter Umständen das hypothetische Netzwerk hätten bilden können, sondern scheinen, da man oft sieht (z. B. Fig. 15), wie sie direkt in dicken tiefgefärbten Fasern liegen, Kerne derjenigen Elemente zu sein, die Apáthy (19) »Nervenzellen« genannt hat.

Die Ganglienzellen sind birnförmige Körper von sehr verschiedener Größe. Die in den Rhinophorganglien gelegenen sind die kleinsten und die in den pleuralen Teilen der Cerebroidganglien gelegenen die größten. Die Größe der Ganglienzellen variiert sehr stark bei den verschiedenen Genera: so hat *Marionia* verhältnismäßig kleine Zellen, während *Janus* die größten hat, die ich gesehen habe. Bei diesem letzteren Tiere sind auch die Zellen nicht so dicht aneinander gepackt und können deshalb besser studiert werden.

Die Kerne der Ganglienzellen sind große runde Körper, in denen das Chromatin sehr regelmäßig in kleinen runden Ballen auf einem Lininnetzwerk angeordnet ist. An der dem Neuriten zugekehrten Seite kann der Kern abgeflacht sein und die Lininfasern in rechtem Winkel zur Kernmembran stehen. An Nucleolen sind ein oder zwei große vorhanden, die wieder in sich kleinere Bläschen enthalten können.

Das Protoplasma der Ganglienzellen ist immer wabig und das meist um die ganze Peripherie der Zellen herum. Die Vacuolen können entweder ziemlich klein und rund oder groß und langgestreckt sein; ihr Inhalt ist sehr achromatisch, während ihre Grenzlamellen sich meist sehr tief färben.

Die Neuriten sind die dicken Fortsätze der Ganglienzellen; man kann oft beobachten, wie sie eine Strecke weit (oft über die ganze Breite des Ganglions) fortlaufen, ohne merklich dünner zu werden oder Zweige abzugeben. Auf Longitudinalschnitten sind sie meist tief gefärbt, ohne irgendwelche Primitivfasern (Neurofibrillen) zu zeigen, aber in manchen Schnitten ist die Färbung lichter, und da bemerkt man dann eine sehr große Anzahl solcher Neurofibrillen. Nach der Zelle zu wird die Färbung heller und heller und wird mehr und mehr auf die Außenseite des Neurits lokalisiert.

Aus Querschnitten ersieht man, daß die Primitivfasern folgende Anordnung haben: Im Neuriten sind sie peripherisch in dicken Bändern gelegen, die miteinander quer durch den Neurit hindurch (Fig. 16 *C*) verbunden sein können. Wenn der Neurit nach der Zelle zu dicker wird, so kommen diese Bänder weiter auseinander zu liegen und teilen sich in dünnere, die in derselben Richtung im Außenplasma der Zelle weiterlaufen. Das Protoplasmalager, in welchem diese Fasern verlaufen, ist stärker lichtbrechend als das innere und scheint an manchen Stellen ganz fein radiär gestreift zu sein. Diese peripher gelegenen Primitivfasern sind mit einem Netzwerk von um den Kern gelegenen Fasern verbunden (Fig. 16 *B*).

Die Ganglienzellen der Äolidier haben also beinahe dieselbe Struktur wie die der Wirbeltiere. Es ist ein perinucleares Netzwerk vorhanden, das mit einer peripheren Schicht von Fasern verbunden ist. Diese sind jedoch nicht, wie bei den Vertebratenzellen, in der Form eines Netzwerkes ausgebildet, sondern als eine Reihe von Bändern, die gegen die Ursprungsstelle des Neuriten konvergieren.

Zwischen den Ganglienzellen nun soll eine Anzahl von Bindegewebszellen liegen, und das scheint mir genauerer Erforschung wert zu sein. Im folgenden will ich nur einige gelegentliche Beobachtungen über diesen Punkt veröffentlichen, um die Aufmerksamkeit andrer hierauf zu lenken. Ich habe keine Zeit, es vor der Publikation dieser Arbeit noch weiter zu untersuchen.

Zwischen den Ganglienzellen liegt immer ein Netzwerk von sehr feinen, schwach färbbaren Fasern, die in sehr vielen Punkten dem Plasma der Ganglienzellen dicht anliegen. Bei den Tritoniaden enthält dieses Netzwerk (wie auch das Neuropil) zahlreiche Kerne, während es bei den Äolidiern wenige, wenn überhaupt, Kerne enthält.

Bei *Janus cristatus* mit seinen sehr großen Pleuralganglienzellen, die noch überdies gut voneinander getrennt sind, hat man die günstigste Gelegenheit, diese Frage zu studieren. Von diesem Tiere werde ich daher einige Abbildungen von Schnitten geben, die mir ziemlich instruktiv zu sein scheinen (Fig. 16 *A*).

Die Ganglienzellen haben gewöhnlich da, wo das Netzwerk ihnen direkt anliegt, keine scharfen Konturen. Aber an solchen Stellen würde es unmöglich sein, jemanden davon zu überzeugen, daß die beiden Elemente ineinander übergehen, da man immer erwidern könnte, daß mit geeigneter Färbung die trennende Linie gezeigt werden könnte. Ich durchsuchte demgemäß nur solche Schnitte, bei denen das Netzwerk nicht so mächtig entwickelt war und den Ganglienzellen nicht so dicht anlag. Es gelang mir denn auch, eine Anzahl unzweifelhafter Verbindungen zwischen dem Netzwerk und den Ganglienzellen festzustellen. Fig. 16 *A* zeigt eine solche Verbindung, derentwegen wir das Fasernetzwerk zwischen den Ganglienzellen als deren Dendriten anzusehen haben. Diese selbe Zelle hat außer ihrem großen Neuriten, der auf der Abbildung nicht dargestellt ist, eine Anzahl von Dendriten, die dem einen abgebildeten ähnlich sind. Daß in der Tat eine Kontinuität zwischen der Ganglienzelle und dem Dendriten vorhanden ist, wird bewiesen durch den Umriß (die allmähliche Krümmung der Zelle in den Dendriten) und die Struktur des Plasmas.

Auch die Tatsache, daß bei den Äolidiern, wenn überhaupt, so doch nur wenige Kerne in dem Netzwerk um die Ganglienzellen herum vorhanden sind, würde für die dendritische Natur dieses Netzwerkes sprechen, während die zahlreichen Kerne in diesem Netzwerk bei den Tritoniaden gegen eine solche Auffassung zu sein scheinen.

Wie schon gesagt, bedarf dieser Punkt näherer Untersuchungen, und ich kann zum obigen nur hinzufügen, daß auch das Neuropil der Tritoniaden Kerne in viel größerer Zahl enthält als das der Aeolididae. Einige wenige solche Kerne des Neuropils sind in Fig. 15 dargestellt und sind augenscheinlich Kerne derselben Elemente, die Apáthy (19), wie weiter oben schon erwähnt, bei *Hirudo* Nervenzellen nennt.

Die Hülle, die das Centralnervensystem einschließt, ist sehr kompakt und stark lichtbrechend. Sie enthält kleine längliche Kerne und ist nicht scharf von dem Gewebe, das sie an ihrer Außenseite umgibt, getrennt.

Periphere Nervenendigungen.

Es ist eine wohlbekannte Tatsache, daß in Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem ein Cellularplexus auf dem Verdauungskanal liegt; hiervon kann man sich selbst sehr leicht überzeugen, und diese Tatsache ist schon so gut begründet, daß ich nicht lange bei ihr zu verweilen brauche.

Einen solchen Darmplexus beschrieben Alder and Hancock (9) schon für die Dorididen, und ich begnüge mich hier mit der Bemerkung, daß bei *Janus cristatus* die Zellen in diesem Plexus groß, abgerundet und sehr zahlreich sind, daß sie bei *Favorinus albus* die typische Struktur der Ganglienzellen besitzen (rundliche Form mit großem Kern und stark färbbarem Plasma), aber klein sind, und daß sie bei den andern von mir untersuchten Nudibranchiern klein sind und zum größten Teil keine Ähnlichkeit mit dem haben, was gewöhnlich unter dem Ausdruck Ganglienzelle verstanden wird.

Ganz anders steht es mit der Frage nach dem Vorhandensein eines Cellularplexus in der Körperwand der Mollusken. Die Zellen, die diesen Plexus bilden, sind Bindegewebszellen so ähnlich, und die Autoren haben eine solche vorgefaßte Meinung von ihrem bindegewebigen Charakter, daß ein Beweis vom Gegenteil sehr genau sein müßte, um überzeugend wirken zu können.

Schon 1880 beschrieb TRINCHESE (7) bei *Janus cristatus* einen peripheren Plexus, der aus drei-, vier- oder fünfhörnigen Zellen bestehen sollte. Die Gewebe dieses Tieres sind sehr durchsichtig, und man kann deshalb TRINCHESES Beobachtung beim lebenden Tier leicht bestätigen, obwohl man von der nervösen Natur der in Frage stehenden Zellen nicht überzeugt zu sein braucht.

Später beschrieb BETHE (22), ohne TRINCHESES Beobachtungen zu erwähnen, einen ähnlichen Plexus und behauptete, daß er bei den Hydrozoen [für welche Gruppe HERTWIG (24) ihn gefunden hatte] und Mollusken am ausgedehntesten sei, daß er aber bei keinem Tier vollständig fehle. BETHES Abbildungen dieses Cellularplexus der Mollusken sind nicht sehr überzeugend, und seine Ansicht, diese Zellen seien nervöser Natur, wird von den Zoologen im allgemeinen nicht geteilt.

HOFMANN (23) wollte nachprüfen, ob ein solcher peripherer Plexus bei den Mollusken bestände oder nicht, und wählte als Gegenstand seiner Untersuchung die Chromatophorenmuskeln der Cephalopoden. Bei der Untersuchung dieser hochspezialisierten Organe erhielt er ein negatives Resultat, und aus diesem einen Umstande leitet er die Unwahrscheinlichkeit der Existenz eines peripheren Plexus im Sinne BETHES ab. Er nimmt an, daß die Idee von einem solchen Plexus darauf beruhe, daß BETHE den Zusammenhang von Bindegewebszellen mit der Nervenscheide fälschlich für einen Zusammenhang von Nervenzellen mit Nervenfasern gehalten habe.

JORDAN (13) dagegen glaubt, gestützt auf physiologische Experimente mit *Aplysia*, daß ein peripherer Plexus vorhanden sein müsse.

Auch ich muß sagen, daß ich an das Vorhandensein eines peripheren nervösen Cellularplexus glaube, wie ich ihn jetzt für einige Nudibranchier beschreiben will.

Die Zellen, die den Plexus zusammensetzen, sind sehr verschieden, je nachdem sie mit verschiedenen Reagenzien gefärbt sind; sie unterscheiden sich auch voneinander in den verschiedenen Genera.

Taf. XIX zeigt zwei Arten von Zellen in den Geweben von *Tethys leporina*, die mit Parakarmin nach MAYER gefärbt sind. Bei *1* sehen wir eine dreieckige Zelle mit sehr wenig Plasma, während bei *3* und *4* mit *1* verbundene Zellen mit viel mehr Plasma und zahlreicheren Verzweigungen liegen. Daß die Zelle *1* eine mit dem Nerven (*N*) verbundene Nervenzelle und keine mit der Nervenscheide verbundene

Bindegewebszelle ist, geht aus der Tatsache hervor, daß die Faser (*x*), die den Nerven (*n*) mit der Zelle (*1*) verbindet, auch einen Zweig abgibt, der sich nachher in zwei teilt und die Muskelfaser (*M.F*) innerviert, indem jeder Zweig die Muskelfaser entlang als eine wellige, gekörnte Linie läuft; auf der Abbildung sind noch verschiedene andre Muskelfasern mit ähnlicher Innervation dargestellt.

Es erscheint mir ganz klar, daß wir hier Nervenfasern vor uns haben, die in peripheren Zellen endigen.

Fig. 21 zeigt ein Methylenblaupräparat von *Tethys leporina*, auf dem wir dieselbe Art von Zellen sehen wie sie auf Taf. XVIII dargestellt sind. Die Kerne der peripheren Zellen sind tief gefärbt, während wir in den zarten Nerven nichts sehen, was wir als Kerne einer Nervenscheide auffassen könnten; eine Nervenscheide ist entweder, was sehr wahrscheinlich ist, hier überhaupt nicht vorhanden oder sie ist nicht gefärbt.

Fig. 20 zeigt einen Schnitt durch Gewebe von *Coryphella lineata*, der nach meiner Modifikation von Heidenhains Hämatoxylin gefärbt ist. Dieser zeigt zwei Arten von Nervenzellen. Es sind erstens Gruppen sensorischer Zellen (*S.C*) und dann die Zellen des peripheren Plexus (*P.C*) vorhanden. Die letztere Art von Zellen, deren nervöse Natur man allein bezweifeln könnte, stehen in Verbindung sowohl mit den Nerven als mit den sensorischen Zellen (*S.C*). Es ist ziemlich augenscheinlich, daß es die Nervenfasern sind, die sich in die peripheren Zellen fortsetzen, da wir die Plasmastruktur der Nerven eine kurze Strecke weit entlang den verbindenden Zweigen verfolgen können. Wenn man jedoch bedenkt, daß keine Spur von Kernen einer Nervenscheide in der Nähe der Gruppen sensorischer Zellen (*S.C*) vorhanden ist, und daß diese letzteren trotzdem mit den peripheren Zellen (*P.C*) verbunden sind, so kann kein Zweifel mehr darüber bestehen, daß auch diese (*P.C*) nervöser Natur sind.

Fig. 19 zeigt dieselben Elemente wie die vorhergehende Figur. Auch hier haben wir einen Nerven und sensorische Zellen, die beide mit peripheren Zellen in Verbindung stehen. Auch in dieser Abbildung sind keine Kerne vorhanden, die man als Kerne einer Nervenscheide ansprechen könnte.

Fig. 18 wurde auf dieselbe Weise erhalten, wie die vorhergehenden beiden. Ich habe sie gegeben, um die Elemente des Plexus zu zeigen.

Fig. 29 ist ein mit Apáthys Hämalaun gefärbter Schnitt. Dieser zeigt einige wenige der Elemente des peripheren Plexus von *Spurilla neapolitana*.

Diese Abbildungen sind nur einige aus der Masse herausgegriffene, aber sie genügen nichtsdestoweniger, um zu zeigen, daß es in der Tat die Nervenfasern sind, die mit den peripheren Zellen in Verbindung stehen.

Das Vorhergehende habe ich geschrieben, als wenn ich annehme, daß die Endverzweigungen der Nerven immer noch Nervenscheiden haben könnten. Ich will nun zeigen, daß dem nicht so ist, und also noch einen andern Beweis bringen, daß der Plexus in der Tat nervöser Natur ist, da er ja mit den scheidenlosen Enden dieser Nerven in Verbindung steht.

Die Nerven sind in eine Scheide eingeschlossen von einer Struktur, die der der Kapsel des Centralnervensystems ähnlich ist. Bei den größeren Nerven kann man zwei Arten ven Kernen unterscheiden: zuerst kleine, längliche, etwas abgeplattete und mehr oder weniger dicht an die Innenseite der Scheide angedrängte und dann andre, längliche, im Querschnitt runde und im Innern zwischen den Fasern liegende. Die ersten können wir als Scheidenkerne ansehen, während die andern dieselben Elemente zu sein scheinen, die wir schon (im Neuropil) mit Apáthys Nervenzellenkernen verglichen haben.

Die Scheidenkerne werden gegen die peripheren Endigungen der Nerven immer weniger und weniger zahlreich und sind schließlich überhaupt nicht mehr zu finden. Da der periphere Plexus meistens im Zusammenhang mit den Endigungen der Nerven steht, die, nach dem obigen, keine Scheiden haben (Fig. 28 zeigt die Enden eines Nerven, an dem keine Spur von Scheidenkernen zu sehen ist), so ist es ganz klar, daß kein Zweifel mehr über die nervöse Natur des peripheren Plexus bestehen kann.

Die Kerne im Innern der Nerven können, wenn wir uns den Endverzweigungen nähern, immer runder und größer werden. Fig. 18 zeigt Kerne, die noch die längliche Form zeigen, andere sind rund, aber immer noch klein, andre sind auch rund, aber bei weitem größer als der Rest. Fig. 28 zeigt ähnliche Kerne, nur daß hier alle viel größer sind und einer von ihnen die typische Form eines Ganglienzellenkernes besitzt.

Solche peripher gelegene, typische Ganglienzellen werden öfter im Verlauf gewisser Nerven angetroffen, als in dem gewisser andrer: so kann z. B. der Penisnerv eine große Anzahl dieser Ganglienzellen besitzen. Am allerhäufigsten sind sie in den feinen Anastomosen der Pleural- und Pedalnerven in der Körperwand an der Basis der Cerata zu treffen. Fig. 28, die eine solche Pleuropedalanastomose darstellt, zeigt, daß der periphere Plexus mit den großen ganglienzellähnlichen Elementen in Verbindung steht: daß er also nervöser Natur ist.

Wenn keine solche typischen Ganglienzellkerne gefunden worden wären, so könnte man noch immer die nervöse Natur des peripheren Plexus bezweifeln und behaupten, er stände mit Glia- oder Bindegewebszellen in Verbindung, die innerhalb der Nerven zwischen den Fasern lägen. Da jedoch solche Ganglienzellkerne, wie auch zahlreiche Übergangsformen zwischen ihnen und den andern, kleinen, länglichen Kernen vorhanden sind, so würde ein solcher Zweifel nicht gerechtfertigt sein.

Obgleich ich jetzt bewiesen habe, daß die Nervenscheiden peripher nicht mit dem Cellularplexus in Verbindung stehen und wir also sicher sein können, einen Nervenplexus vor uns zu haben, so muß ich doch sagen, daß die Kapsel des Centralnervensystems, die sich in die Nervenscheiden fortsetzt, nicht scharf von dem Plexus abgesetzt ist. In der Tat scheinen die Elemente der Kapsel mit den Zellen des Plexus in Verbindung zu stehen. Hierdurch könnte man versucht sein, zu behaupten, daß der Plexus so nach allem mit der Scheide des Nervensystems in Verbindung stehe und aus Bindegewebszellen zusammengesetzt sei. Es würde jedoch ganz falsch sein, diesen Einspruch zu erheben, wenn man die Tatsache ins Auge faßt, daß der Plexus peripher mit den Nervenfasern in Verbindung steht. Ich würde die Ansicht für besser halten, daß sowohl die Kapsel des Nervensystems, als auch die Nervenscheiden nervöser Natur seien.

Auch nach der Art und Weise, wie sich das Centralnervensystem der Mollusken beim Embryo entwickelt, haben wir einigen Grund für die Annahme, daß ein solcher Plexus auch beim erwachsenen Tiere vorhanden ist.

Die Mehrzahl der hauptsächlichsten Ganglien wird nicht, wie gut bekannt ist, als solide, einwachsende Platten von Ectodermzellen entwickelt, sondern als lockere Proliferationen dieses Keimblattes. Henchman (21), die diesen Vorgang bei *Limax* untersuchte, bildet die verzweigten Elemente dieser Proliferationen als miteinander verbunden ab, d. h. die Proliferationen bilden schließlich ein lockeres Netzwerk.

Wenn wir uns nun vorstellen, daß nicht alle Zellen dieses embryonalen Plexus sich höher differenzieren und in das Centralnervensystem mit seinen Nerven eingeschlossen werden, so haben wir in jenem Teile des undifferenzierten embryonalen Plexus, der außerhalb liegen bleibt, den peripheren Plexus des erwachsenen Tieres fertig ausgebildet vor uns.

Die Elemente dieses Plexus sind sehr verschiedenartig, wie man aus den Abbildungen ersehen kann, doch niemals ähneln sie Ganglienzellen. Sie sind einmal kleine, drei- oder viereckige Zellen mit sehr langen, sparsam verzweigten Fortsätzen (Taf. XVIII); andre haben auch verhältnismäßig sehr lange Fortsätze, aber diese sind mehr verzweigt (Fig. 29); endlich gibt es noch andre, und das sind die zahlreichsten und ähneln am meisten Bindegewebselementen, mit zahlreichen, ziemlich kurzen Zweigen, die mit denen der benachbarten Zellen verbunden sind (Fig. 18).

An dieser Stelle muß ich noch eigentümliche doppeltbipolare Ganglienzellen erwähnen, die ich bei *Rizzolia peregrina* gefunden habe. Die Fig. 31 ist nach einem Methylenblaupräparat gezeichnet und zeigt sehr schön, daß die vier Fortsätze einer jeden Zelle in das Nervennetz übergehen. Nur in einem Präparat habe ich solche Zellen gesehen, und hier liegen sie in zwei Gruppen anscheinend auf dem Penis.

Bethe (22) ist der Meinung, daß zwei mehr oder weniger unabhängige Plexus vorhanden seien: ein intramuskularer und ein subepithelialer; die sensorischen Zellen können mit beiden verbunden sein, und jeder ist ebenso mit dem andern verbunden. Ich vermag den Nutzen einer solchen Unterscheidung nicht herauszufinden und finde, daß der subepitheliale Plexus nur ein kompakterer Teil des intramuskularen ist, ähnlich dem, der die Lumina der kleineren Arterien umgibt. Die Gruppen von sensorischen Ganglienzellen, wie aus der Fig. 20 ersehen werden kann, sind nach innen zu mit dem Intramuskularplexus verbunden; nach außen (peripher) senden die sensorischen Zellen Zweige in den subepithelialen Plexus aus, der eine sehr feine Membran direkt unter dem Epithel darstellt.

Ich habe zwei Arten reizaufnehmender Zellen gesehen; die gewöhnlichste Form hat sehr zahlreiche lange Cilien und liegt immer direkt über einer Gruppe von sensorischen Zellen. Die andre Art habe ich sehr selten gefunden; sie trägt eine einzelne, kurze dicke Borste, die anscheinend während der Fixierung sehr leicht verloren geht, da nur sehr wenige von ihnen bemerkt werden.

Wie die Gruppen von sensorischen Zellen oder der Subepithelialplexus mit diesen reizaufnehmenden Zellen verbunden sind, kann ich nicht sagen.

Ich habe schon auseinander gesetzt, daß die Kapsel des Centralnervensystems und mit ihr die Nervenscheiden aller Wahrscheinlichkeit nach nervöser Natur seien, da die Kapsel nicht scharf von dem nervösen Plexus abgesetzt ist; und da auch in andern Teilen der Äolidier keine dem Bindegewebe ähnlichen Zellen vorhanden sind, die nicht mit dem peripheren Plexus in Verbindung stehen, so können wir behaupten, daß bei diesen Tieren überhaupt kein Bindegewebe entwickelt ist.

Wenn nun die Kapsel des Centralnervensystems nervöser Natur ist, als was haben wir dann die Zellen jener Kerne anzusehen, von denen ich schon erwähnt habe, daß sie in großer Zahl in dem Netzwerk zwischen den Ganglienzellen der Tritoniaden liegen?

Diese Zellen, wenn wir annehmen, daß sie von derselben Natur sind, wie diejenigen Zellen der Pulmonaten, welche zwischen deren Ganglienzellen und sogar im Protoplasma der letzteren gefunden werden, werden gewöhnlich Gliazellen genannt. Dieser Ausdruck wird jedoch in bezug auf Wirbellose sehr verschiedenartig gebraucht für Zellen unbekannten Ursprunges, die zwischen dem Nervengewebe liegen und wenigstens in einigen Fällen mit den Zellen der Centralnervensystemkapsel in Verbindung stehen.

Wenn wir nun annehmen, die Kapsel sei nervösen Ursprunges, und ich habe gezeigt, daß das sehr wahrscheinlich ist, so müssen wir die »Gliazellen« der Tritoniaden, ja sogar vielleicht aller Mollusken, als nervöse Elemente betrachten.

Innervation der Muskelfasern.

Was die großen Muskelzellen anbelangt, so ist es möglich gewesen, ganz klare Verbindungen zwischen dem Plasma der Muskeln und dem peripheren Plexus aufzufinden. Ich gebe zwei solche Figuren; auf der einen (27 *B*) sehen wir nur einen einzigen Zweig, während auf der andern (27 *A*) deren mehrere vorhanden sind. Für die Darstellung dieser Tatsachen ist jedoch die Anwendung von Methylenblaufärbung nicht recht geeignet. Beide Figuren gelten für *Coryphella lineata*.

Bei den langen dünnen Muskelfasern von *Tethys leporina* sah ich mit Hilfe einer Parakarminfärbung die Innervation, wie sie schon oben beschrieben wurde (Taf. XVIII). Einigermaßen ähnlich ist ein Methylenblaupräparat, das auf Fig. 23 dargestellt ist.

Mit Ausnahme der zuletzt genannten Fasern (sehr lange dünne) sieht man die Muskelfasern immer mit einem lockeren Netzwerk bedeckt, das, wie meine Eisenhämatoxylinmethode zeigt, mit dem peripheren Plexus in Verbindung steht (Fig. 28). Daß dieses Netzwerk auf den Muskelfasern nervöser Natur ist, wird ferner auch noch durch Methylenblaupräparate bestätigt. Die Fig. 22, 24, 25, 26, 30 zeigen dieses Netzwerk mit den für Nervenfasern typischen Varicositäten oder Endplättchen. Fig. 24 zeigt auch, daß verschiedene Nervenfasern zu dem Netzwerk auf einer Muskelzelle gehen können.

Wir haben also zwei verschiedene Arten von Innervationen für die Muskeln: 1) eine protoplasmatische Verbindung des Muskelplasmas mit den Zellen des peripheren Plexus und 2) ein Netzwerk von verzweigten Nervenfasern auf der Oberfläche der Muskeln.

Das erstere habe ich nur bei großen Muskelzellen gesehen, denn man kann nicht erwarten, es zu sehen, wenn die Muskeln nur ganz wenig Plasma besitzen, da dann die Verbindungszweige außerordentlich zart sein würden. Die zweite Art der Innervation kann überall gesehen werden.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

A. Circulationssystem.

1) In keiner Arterie, Vene oder Lacune ist von mir ein eigentliches Epithel gefunden worden. Alle diese Gefäße werden von einer aus stark verästelten Zellen zusammengesetzten Membran ausgekleidet (Fig. 9).

2) Bei den Aeolididae ergießen sowohl die vordere als auch die hintere Arterie ihr Blut in die sogenannte »Körperhöhle« (Alder und Hancock); von hier geht das Blut entweder durch Öffnungen an den Pleuralvenen (Taf. XVI, Fig. 3 *x*) oder durch die Cerata in das Herz zurück. Das Herz enthält somit gemischtes Blut.

Bei den Tritoniaden dagegen ist der Kreislauf ein doppelter. Nur die vordere Arterie ergießt ihr Blut in die »Körperhöhle«; von hier wird es durch über und unter dem Pharynx gelegene Öffnungen an den Pleural- und Pedalvenen direkt in das Herz zurückgeleitet (Taf. XVI, Fig. 1 u. 2); die hintere Arterie aber führt in den Lebersinus, und ihr Blut muß auf seinem Rückwege die Cerata durchlaufen; diese haben besondere zu- und abführende Venen. Das Herz enthält wieder gemischtes Blut.

3) Die Cerata sind spezialisierte Atmungsorgane, wofür bei den Tritoniaden die Anordnung der Gefäße spricht, sowie bei den Aeolididae die Entwicklung von accessorischen Herzen.

4) An der Basis der zuführenden Kiemenvenen befinden sich bei den Tritoniaden Blutdrüsen (Taf. XVI, Fig. 1 *B.D*).

B. Nervensystem.

1) Die Intercerebralcommissur ist bei vielen Arten ganz klar aus drei Bündeln von Nervenfasern zusammengesetzt (Taf. XVII, Fig. 15).

Eine Parapedalcommissur ist überall vorhanden; sie enthält Pedal-

und wahrscheinlich auch Cerebralfasern. Ich habe bei keinem der von mir untersuchten Tiere eine Subcerebralcommissur im Sinne Pelseneers gefunden. Bei allen untersuchten Aeolididae enthält die Visceralcommissur ein kleines Ganglion, das bekanntlich den Tritoniaden fehlt.

2) Das Cerebroidganglion gibt sechs bzw. sieben Nerven ab: fünf bzw. sechs von seinem cerebralen und einen (*Pl.2*) von seinem hinteren pleuralen Teile. Ein Nerv (*Pl.1*) entspringt von der Pleuropedalcommissur; zwischen diesem und dem Rhinophornerven (*C.1*) besteht konstant eine zarte, lange Verbindung (äußere Commissur), die Nerven an die Cerebralnerven und an die Kopfhaut abgibt.

Aus dem Pedalganglion gehen bei den Aeolididae drei, bei den Tritoniadae vier Nerven hervor.

Für Innervationsgebiete sämtlicher Nerven verweise ich auf S. 387 u. f.

3) Aus der Visceralcommissur gehen immer, außer Nerven zu den Genitalorganen, auch Nerven zu einem Darmplexus (sympathisches System) und zu den Pallealorganen hervor. Diese Nerven können ihren Ursprung entweder gemeinsam oder getrennt an ein bis drei Stellen nehmen. Es ist also nirgends zutreffend, den (oder die) Visceralnerven schlechtweg als Genitalnerven zu bezeichnen.

4) Die Geschlechtsorgane werden von Visceral- und einem Pedalnerven innerviert. Die ersteren gehen zu den Lappen der Zwitterdrüse, während der letztere zum Penisganglion verläuft. Es ist sehr wahrscheinlich, daß der Plexus auf der Zwitterdrüse mit dem auf dem Penis liegenden verbunden ist.

5) Der oder die Visceralnervenenden enden in einem Visceralplexus am Darm. Dieser ist anderseits mit zwei Gastroösophagealganglien verbunden, die wieder mit den Buccalganglien zusammenhängen (Taf. XVII, Fig. 14).

6) Es ist ein Nerv vorhanden, der aus der Visceralcommissur hervorgeht und in seiner Verteilung (Herz, Enddarm, anliegende Haut) einem Mantelnerven entspricht, so daß es auch hierdurch wahrschein-wird, daß die Äolidier sich aus manteltragenden Gastropoden entwickelt haben.

7) Das Cerebroidganglion zeigt in seinem Hauptganglienlager keine Grenze zwischen dem cerebralen und pleuralen Anteil. Es konnten aber (*Calma*) die Bezirke, aus denen die Nerven entspringen, festgestellt werden (Taf. XVII, Fig. 17).

8) Diese Nerven können in ihren Ursprungsbündeln durch das

Ganglion verfolgt werden (*Calma*). Es ergibt sich, daß jeder Nerv aus mehreren Bündeln zusammenfließt, die nur zum kleineren Teil im Glanglion derselben Seite ihre Wurzel (Ganglionzellen) haben; vielmehr meist aus der Intercerebralcommissur und den Pedalconnectiven stammen.

9) Insbesondere ist der Cerebralnerv (*C.2*) ganz (oder fast ganz) aus von den Cerebropedal- und Pleuropedalconnectiven abzweigenden Bündeln gebildet. Es fehlt ihm ein Bündel aus Cerebroidganglionzellen.

10) Alle Pedalnerven enthalten Pleural-, Pedal- und wahrscheinlich auch Cerebralfasern.

11) Die Cerata von *Tritonia* und *Marionia* sind vollständig pleural innerviert, während die der Äolidier sowohl von Pleural- als auch von Pedalnerven innerviert werden; außerdem bekommen die Hepatocerata noch Nerven vom Darmplexus.

Phylogenetische Schlüsse auf die Homologie der Cerata auf Grund deren Innervation sind nicht möglich, da diese verschieden ist bei den Tritoniaden und Äolidiern, ja sogar verschieden innerhalb der ersteren Gruppe. Es scheint vielmehr, daß die Innervation physiologisch zu erklären sei, weil die Genera (*Tritonia*, *Marionia*) mit nicht muskulösen Cerata eine vollständig pleurale Innervation dieser Organe haben, während bei den Genera mit muskulösen Cerata eine steigende Muskulosität dieser Organe Hand in Hand geht mit einer steigenden pedalen Innervation.

12) Die Nerven (außer dem akustischen und optischen) sind gemischter Natur und sind an der Peripherie mit einem Nervenplexus verbunden, der aus kleinen, stark verästelten Zellen zusammengesetzt ist; daß dieser Plexus nervöser Natur ist, geht daraus hervor, daß er sowohl innerviert wird, als auch selbst Muskeln innerviert (Taf. XVIII, Fig. 27 *A* u. *B*).

13) Das Neuropil läßt sich restlos in eine Anzahl Bündel auflösen; auch innerhalb dieser Bündel findet sich kein Netzwerk.

14) Jede Ganglienzelle hat einen großen, dicken Neuriten und wahrscheinlich zahlreiche Dendrite. Es ist ein perinucleares Netzwerk von Neurofibrillen vorhanden, aus denen Fibrillen zur Peripherie und dann einander parallel zu den Neuriten gehen.

15) Die Muskelfasern werden auf zweierlei Weise innerviert; entweder das Plasma der Muskelzelle (nicht deren Hülle: Taf. XVIII, Fig. 27) steht in direktem Zusammenhang mit den Zellen des Plexus, oder die ganze Muskelfaser ist von einem Geflecht von Nervenfasern

umsponnen. Überall auf der Muskelfaser liegen sogenannte »Endplättchen«, die aber keineswegs terminale Gebilde sondern vielmehr alle durch das Geflecht verbunden sind.

Halle, im Januar 1910.

Literaturverzeichnis.

1. v. Ihering, Anatomie und Phylogenie der Mollusken. 1877.
2. MacFarland, The Opisthobranchiate Mollusca of the Brauner-Agassiz. Expedition to Brazil. 1909.
3. P. Pelseneer, Mém. Cour. et Mém. des Savants Etrangers. T. LIII. Quatrième Fascicule. 1894.
4. R. Bergh, Beiträge zur Kenntnis der Äolidiaden. V. Verh. der k. k. Zool. bot. Ges. in Wien 1877.
5. — Idem. VII. Verh. der k. k. Zool. bot. Ges. in Wien. 1882. S. 31. Taf. VI, Fig. 12.
6. — Die kladohepatischen Nudibranchier in Spengels Zool. Jahrb. Abt. System. Vol. V. 1891.
7. Trinchese, Aeolidiadae e famigli affini. 1880.
8. Vayssière, Supplement in Annales du Musée de Marseille. 1903. T. VIII.
9. Alder and Hancock, Monogr. of the British Nudibranchiate Mollusca. 1855.
10. Meisenheimer, Pteropoda der Valdivia-Expedition 1905.
11. Herdman and Clubb, Quart. Journ. of Microscop. Science. 1892.
12. Vayssière, Annales du Musée de Marseille. Zool. 6. 1901.
13. Jordan, Leistungen des Nervensystems der Mollusken. Biol. Centralblatt. Bd. XXVI. S. 124—128.
14. Vesichelli, Phyllirhoë bucephala. Mitteilungen aus der Zool. Stat. zu Neapel. Bd. XVIII.
15. Herdman, Quart. Journ. of Microscop. Science. Vol. XXXI. 1890.
16. E. Hecht, Contributions à l'étude des Nudibranches. Mém. Soc. Zool. France. T. VIII. 1895.
17. Retzius, Biologische Untersuch. Neue Folge. Bd. IX. 1900.
18. Gilchrist, Notes on the minute structure of the nervous system of Mollusca. Journ. Linn. soc. London. Vol. XXVI.
19. Apáthy, Das leitende Element des Nervensystems usw. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XII. 1897.
20. Lacaze-Duthiers, Les ganglions dits palléaux et le stomato-gastrique de quelques Gastropodes. Arch. Zool. expér. (3) T. VI.
21. Henchman, The origin and development of the central nervous system of Limax maximus. Bull. Mus. comp. Zool. Cambridge. Vol. XX.
22. Bethe, Anatomie und Physiologie des Nervensystems. 1903.
23. F. B. Hofman, Gibt es in der Muskulatur der Mollusken Nervennetze usw.? Teil I. Cephalopoden. Archiv Gesamt. Physiol. Bd. CXVIII. 1907.
24. O. u. K. Hertwig, Nervensystem und Sinnesorgane der Medusen. 1875.
25. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 1900. Mollusca. S. 219.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVI.

Fig. 1. Schema der Blutgefäße von *Tritonia plebeia*, von der linken Seite gesehen; die Pleural- und Pedalvenen der rechten Seite sind nicht eingezeichnet.

Fig. 2. Dasselbe von oben.

Fig. 3. Schema der Blutgefäße von *Facelina drummondi*.

Fig. 4. Dasselbe von *Coryphella lineata*. *V*, Herzkammer; *A.A*, vordere Arterie; *G.S*, Genital-, *P.P*, Penis-, *Pe.A*, Pedal-, *Ph.A*, Pharyngeal-, *R.A*, Radula-, *O.A*, Mundarterie; *P.A*, hintere Arterie; *H.A*, Zweige der hinteren Arterie nach der Zwitterdrüse und dem Darm; *A*, Vorhof; *Pl.V*, Pleural-, *P.V*, Pedal-, *C*, zu- und abführende Kiemenvenen; *B.D*, Blutdrüse; *H.S*, Leber-, *G.S*, Genital-, *R.S*, Rhinophorsinus; *B.C*, Körperhöhle; *E*, Enddarm; *H.G*, Zwitterdrüse; *x*, Öffnungen zwischen der Körperhöhle und den Pleural- und Pedalvenen

Fig. 5. Centralnervensystem von *Coryphella lineata*. *C.1—4*, Cerebral-, *Pl.1—2*, Pleural-, *P.1—3*, Pedalnerven; *O*, optischer, *A*, akustischer Nerv; *V.C*, Visceral-, *C.P.C*, Cerebropedal-, *Pl.P.C*, Pleuropedal-, *P.C*, Pedal-, *P.P.C*, Parapedalcommissur; *A.C*, äußere Commissur; *Z*, Penisnerv.

Fig. 6. Querschnitt durch den vorderen Teil von *Coryphella lineata*. *A.A*, vordere Arterie; *B.C*, Körperhöhle; *B.W*, Körperwand; *E.P*, Epidermis; *G.S*, Genitalsinus; *Pen*, Penis; *Pen.G*, Penisganglion; *S.G*, Schleimdrüse.

Fig. 7. Querschnitt durch den hinteren Teil von *Tritonia plebeia*. *A.B*, und *E.B*, zu- und abführende Kiemenvenen; *B.D*, Blutdrüse; *H.G*, Zwitterdrüse; *L*, Leberlappen; *N*, Niere; *W*, äußere Wand der Lebersinus.

Fig. 8. Querschnitt durch den Pharynx von *Rizzolia peregrina*. *A.A*, vordere Arterie; *O*, Öffnungen in den Sinus (*S*); *Oe*, Oesophagus; *P.M*, Retractormuskeln des Pharynx.

Fig. 9. Flächenansicht der Membran einer Arterie von *Coryphella lineata*.

Fig. 10. Längsschnitt durch die Basis eines Ceras, um ein accessorisches Herz (*A.H*) zu zeigen. *E.P*, Epidermis; *E.B*, abführende Kiemenvene; *C.N*, ein Cerasnerv; *N*, Nierenkappen.

Tafel XVII.

Fig. 11. Flächenansicht der Membran, die den Genitalsinus umschließt; rechts sieht man Muskelfaserquerschnitte.

Fig. 12. Cerebroidganglion von *Rizzolia peregrina*.

Fig. 13. Centralnervensystem von *Tritonia plebeia*.

Fig. 14. Centralnervensystem von *Favorinus albus*. Bezeichnungen für Fig. 12, 13, 14 wie für Fig. 5; Näheres im Text. Fig. 12 ist speziell für die äußere Commissur und Fig. 14 für das sympathische System gegeben.

Fig. 15. Querschnitt durch das Cerebroidganglion von *Favorinus albus*, um die abgegrenzten Bündel des Neuropils zu zeigen. Bezeichnungen wie in Fig. 17.

Fig. 16. Schnitte durch Ganglionzellen von *Janus cristatus*. *A*, Zelle mit einem Dendriten, welcher dem Neuriten einer andern Zelle anliegt. *B*, Schnitt

so geführt, daß die Kernmembran gerade nicht getroffen ist. Er zeigt das perinucleare Maschenwerk und die daraus hervorgehenden Neurofibrillen. *C*, Schnitt durch einen Neuriten, um die bandförmigen Bündel von Neurofibrillen zu zeigen.

Fig. 17. Dorsalansicht des Cerebroidganglions von *Calma cavolini* (rekonstruiert). Die Ganglionzellengruppen sind viel zu klein gezeichnet. Erläuterungen im Text. *P.P.*, wahrscheinliche Cerebropleuralcommissur.

Tafel XVIII.

Fig. 18, 19, 20, 27, 28. Gewebe von *Coryphella lineata* (Eisenhämatoxylin).

Fig. 21, 24, 26. Gewebe von *Tethys leporina*; in Fig. 26 sieht man eine Muskelfaser mit einem Nervengeflecht und die »Endplättchen« daran.

Fig. 29. Gewebe von *Spurilla neapolitana* (Hämalaun).

Fig. 22, 23, 25, 30. Muskelinnervationen von *Calma cavolini.*

Fig. 31. Bipolare Ganglionzellen auf dem Penis (?) von *Rizzolia peregrina.*

Tafel XIX.

Fig. 32. Gewebe von *Tethys leporina* (Parakarmin).

Das Nervensystem von Dytiscus marginalis.

Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers.

Von

Georg Holste.

(Aus dem Zoologischen Institut Marburg.)

Mit 12 Figuren im Text.

Die nachfolgende Arbeit fügt sich einer Reihe morphologischer Untersuchungen an *Dytiscus marginalis* ein und soll eine anatomische Darstellung des Nervensystems dieses Käfers bringen. Aufgabe der Untersuchung war es ausschließlich, die grob morphologischen Verhältnisse, also nicht den histologischen Bau des Nervensystems festzustellen. Die auf den letzteren Punkt bezüglichen Studien dienten nur zu meiner eignen Orientierung und sollen hier nicht mitgeteilt werden.

Die in Betracht kommende Literatur, durchweg vergleichend-anatomischen Charakters, behandelt hauptsächlich die Ganglien und Nerven des Kopfes und des sympathischen Nervensystems. Hierher gehört die größere Zahl der zitierten Arbeiten. Weiter gehen die ausgezeichneten Untersuchungen BLANCHARDS über das Nervensystem der Insekten. Er behandelt auch die Nerven des Thorax und Abdomens in ihren gröberen Zügen. Auch gibt er eine Schilderung des Nervensystems der Familie der Dytisciden. Auf diese vergleichend-anatomischen Untersuchungen BLANCHARDS über das Nervensystem der Coleopteren werde ich im Verlaufe meiner Arbeit immer wieder Bezug nehmen müssen. Unter den Käfern aber, die aus dieser Arbeit zum Vergleich mit *Dytiscus* herangezogen werden, tritt der Maikäfer, *Melolontha vulgaris*, stark in den Vordergrund. Das hat seinen Grund in der eingehenden Behandlung, die dieser Käfer bei dem genannten Autor erfahren hat, sowie in der Existenz der älteren ausführlichen Monographie des Maikäfers von STRAUSS-DÜRKHEIM. Außerdem ist *Melolontha* auch deshalb zum Vergleich mit *Dytiscus* besonders geeignet, weil er, wie wir später sehen werden, einen Typ in der Entwicklung des Nervensystems zeigt, der dem bei *Dytiscus* völlig entgegengesetzt ist.

Hauptsächlich physiologischen Inhalts sind die zahlreichen Arbeiten FAIVRE's über das Nervensystem der Dytisciden. Sie enthalten aber auch eine gute Beschreibung des Gehirns und der Kopfnerven. Seine Angaben dagegen über die Nerven des Abdomens sind lückenhaft und sehr unzuverlässig, so daß es sich nicht lohnte, auf dieselben näher einzugehen.

Was die Nomenklatur betrifft, so bin ich den früheren Autoren gefolgt und habe nur da, wo noch keine Namen vorlagen, neue eingeführt. Durchweg neu ist die Benennung der Nerven des Thorax und Abdomens, da bislang keine, bis in die Einzelheiten vordringenden Arbeiten vorliegen. Ich habe dabei versucht, entsprechende Nerven der einzelnen Segmente der genannten Körperabschnitte möglichst mit gleichen Namen zu belegen. Ob und inwieweit sich die Namen bewähren werden, wird sich erst aus eingehenden Untersuchungen an andern Insekten ergeben, die zu Vergleichen herangezogen werden müßten.

Präparationsmethode.

Das mit Chloroform getötete Tier wurde genau, wie es A. BAUER beschrieben hat, in Paraffin eingebettet, darauf angeschnitten und in Wasser gelegt, damit es in 10—15 Minuten gut ausbluten konnte. Dann wurde etwa 70%iger Alkohol aufgegossen, in dem das Tier liegen blieb. Nach einem Tage konnte ich dann mit der Präparation beginnen. Durch die Alkoholbehandlung heben sich die Nerven viel schärfer von dem übrigen Gewebe ab. Auch lassen sich die so erhärteten Muskeln und übrigen Organe leichter entfernen. Diese Hinweise genügen, da ich auf die eingehendere Schilderung von BAUER verweisen kann. Zur Untersuchung wurde ausschließlich das ZEISSsche Binocular benutzt, und zur Herstellung der Zeichnungen der Zeichenapparat und die Präparierlupe von LEITZ verwendet.

Das Nervensystem.

Seite
A. Kopf 423
  Oberschlundganglion 423
  Sympathisches Nervensystem 427
    1. Die Ganglien und Nerven des Darmes 428
    2. Die Ganglien und Nerven des Rückengefäßes 430
    3. Die Ganglien und Nerven der Tracheen 430
  Unterschlundganglion 431
B. Thorax 437

Seite
Prothorax 438
Mesothorax 447
Metathorax 452
C. Abdomen 462
Verzeichnis der Ganglien des Centralnervensystems mit ihren Nerven 471
Literaturverzeichnis 473
Erklärung der Abkürzungen der Nervatur von *Dytiscus marginalis* . . 474
Erklärung der Abkürzungen der Muskulatur von *Dytiscus marginalis* . 475

Das Centralnervensystem der Käfer setzt sich wie das aller Insekten zusammen aus einer Kette von Ganglienpaaren, deren Zahl der der Körpersegmente ursprünglich gleich ist. Die Ganglien jedes einzelnen Paares sind miteinander durch Quercommissuren verbunden. Ferner steht jedes Ganglion durch eine Längscommissur mit dem Ganglion des vorhergehenden und folgenden Somiten in Verbindung. Diese ursprüngliche Anordnung bleibt aber nie erhalten. Durch eine stärkere oder schwächere Zusammenziehung und Verschmelzung zweier oder mehrerer Ganglien wird das einheitliche Bild der Ganglienkette mehr oder weniger gestört. Stets tritt eine Verschmelzung der beiden Ganglien eines jeden Somiten ein, und damit verschwinden auch die Quercommissuren als äußerlich sichtbare Nervenstränge. Nur eine einzige Quercommissur, die des dritten Kopfsomiten, bleibt oft auch äußerlich bestehen, wie wir später sehen werden. Auch in longitudinaler Richtung tritt eine mehr oder weniger eingreifende Verschmelzung der Ganglien ein. Stets verschmelzen die drei Ganglien der drei ersten Kopfsomiten (Protocephalum) zum Oberschlundganglion und die drei Ganglien der drei letzten Kopfsomiten (Gnathocephalum) zum Unterschlundganglion. Die drei Ganglien des Thorax bleiben oft selbständig, doch können auch sie miteinander verschmelzen. Gewöhnlich aber verschmelzen dann nur das Ganglion des Meso- und Metathorax miteinander, während das des Prothorax frei bleibt. Unter den Ganglien des Abdomens neigen vornehmlich die ersten und letzten der Reihe zur Verschmelzung. Die ersten schließen sich dann unmittelbar dem Ganglion des Metathorax an und verschmelzen auch wohl mit ihm. In äußerst seltenen Fällen geht die Verschmelzung so weit, daß das Unterschlundganglion mit allen folgenden Ganglien eine einzige Ganglienmasse bildet. Das ist z. B. der Fall bei *Rhizotrogus*.

Sehen wir von solchen extremen Beispielen ab, so können wir hinsichtlich der Ausbildung des Centralnervensystems die beiden Käfer *Carabus* und *Melolontha* als die Vertreter zweier entgegengesetzter Typen betrachten, zwischen denen alle Übergänge vorhanden sind.

Die Carabiden weisen relativ primitive Verhältnisse auf. Bei ihnen finden wir zwei Kopfganglien, drei voneinander getrennte Brustganglien und sieben Abdominalganglien. Eine viel weitergehende Verschmelzung finden wir dagegen bei *Melolontha vulgaris*, dem Maikäfer. Die beiden Kopfganglien sind noch erhalten, ebenso die Ganglien des ersten Brustsegments. Die Ganglien des zweiten und dritten Segments aber sind völlig miteinander verschmolzen, und ihnen folgt die zu einem Ganglion zusammengedrängte Ganglienmasse des Abdomens.

Wenden wir uns nun zu *Dytiscus marginalis*, so erkennen wir sofort den Carabidentypus wieder, von dem er sich nur durch eine etwas stärkere Konzentration der Abdominalganglien unterscheidet. Von den elf Ganglien des *Dytiscus* entfallen zwei auf den Kopf, drei auf den Thorax und sechs auf das Abdomen. Das erste Ganglion liegt allein über dem Darmkanal bzw. dem Oesophagus und wird daher als Oberschlundganglion (Ganglion supraoesophageum), Fig. I u. VIII *gs*, bezeichnet. Das zweite Ganglion, das Unterschlundganglion (Ganglion infraoesophageum), Fig. II, III u. VIII *gi*, liegt wie alle folgenden Ganglien unter dem Darm, mit denen es das Bauchmark oder den Bauchnervenstrang (Medulla ventralis s. spinalis) bildet. Diese beiden ersten Ganglien liegen im Kopfe, miteinander durch eine doppelte, den Oesophagus umfassende Commissur, den Schlundring, Fig. VIII *cms*, verbunden. BURMEISTER bezeichnet diesen ganzen Nervenkomplex des Kopfes als »das Gehirn« (Encephalum), das Oberschlundganglion als »das große Gehirn« (Cerebrum) und das Unterschlundganglion als »das kleine Gehirn« (Cerebellum).

Dann folgen die drei Ganglien der Thoraxsegmente, das Ganglion prothoracis, Fig. IV u. VIII *gthI*, mesothoracis, Fig. V, VI u. VIII *gth II*, und metathoracis, Fig. VII—X *gth* III. Die Commissuren *cm*, welche die drei Thoraxganglien untereinander und mit dem Unterschlundganglion verbinden, werden von vorn nach hinten kürzer, so daß die beiden letzten Ganglien, nur durch eine kurze Commissur getrennt, dicht aufeinander folgen. Dem Ganglion metathoracis schließt sich unmittelbar das sechste Ganglion oder das erste Abdominalganglion, Fig. VIII u. IX *gaI*, an, so daß von einer Commissur nichts mehr zu sehen ist und das Abdominalganglion dem des Metathorax wie angeklebt erscheint. Mit dem ersten ist das zweite Abdominalganglion, Fig. VIII u. XI *gaII* durch die längsten Commissuren der ganzen Ganglienkette verbunden und bildet mit den übrigen Abdominalganglien eine kurze Kette, deren Glieder durch sehr kurze Commissuren voneinander getrennt sind. Die beiden letzten Ganglien endlich, das zehnte *gaV* und elfte *ga VI*, sind so eng miteinander verbunden, daß sie eine einzige, nur durch eine seichte Furche getrennte Ganglienmasse bilden.

A. Kopf.

Die Einteilung des Insektengehirns, d. h. des ganzen Ganglienkomplexes des Kopfes und die Verteilung der Gehirnnerven auf die einzelnen Teile desselben ergibt sich naturgemäß aus Zahl und Umfang der Ursegmente oder Somiten des Kopfes. Diese sind von den einzelnen Autoren in abweichender Weise aufgestellt und begründet worden. Hatte Burmeister zunächst nur zwei ursprüngliche Kopfsegmente angenommen, so ist die Zahl allmählich bis zu sechs und in neuerer Zeit noch weiter bis zu neun gestiegen. Diese Frage zu entscheiden, ist mehr die Aufgabe vergleichender, besonders entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen, auch würde es den Rahmen dieser Arbeit überschreiten, auf die einzelnen Theorien näher einzugehen. Es soll hier die von Viallanes getroffene Einteilung des Kopfes in sechs Ursegmente zugrunde gelegt werden, die sich ziemlich unverändert auch bei Berlese: Gli insetti I 1909 wiederfindet:

I. Procephalum (Caput anterius)
    1. Ursegment Ocellare (protocerebrale),
    2. » Antennale (deutocerebrale),
    3. » Praemandibulare (tritocerebrale).
II. Gnathocephalum (Caput posterius)
    4. Ursegment Mandibulare (protognathale),
    5. » Maxillare (deutognathale),
    6. » Labiale (tritognathale).

Die drei Ganglien des Procephalum bilden eine einzige Masse, das Oberschlundganglion, ebenso die drei Ganglien des Gnathocephalum das Unterschlundganglion.

Das Oberschlundganglion (G. supraoesophageum).

(Fig. I und VIII *gs.*)

Dieses Ganglion liegt in der Mitte des Kopfes dem Oesophagus direkt auf, vorn begrenzt von dem Musculus compressor pharyngis (*cph*), hinten von den Musculi flexores mandibularum (*fmd*). Die beiden Ganglien sind zu einer einzigen, lang gestreckten, abgerundeten, nur durch eine seichte Furche getrennten Masse vereinigt, die dem Oesophagus quer aufgelagert ist und, sich seitwärts zum Augennerv (Nervus opticus) *no* verjüngend, direkt in das Ganglion opticum *go* übergeht.

Augennerv und -ganglion laufen in leichtem Winkel zum Gehirn nach vorn gerade zur Augenhöhle. Mit dem Unterschlundganglion ist das Gehirn durch den Schlundring *cms* verbunden, der, mit sehr breiter, flachgedrückter Basis jederseits der Unterseite des Gehirns entspringend, den Oesophagus schräg nach hinten eng umfaßt und, allmählich schmäler und cylindrisch geworden, in das Unterschlundganglion mündet. Die drei zum Oberschlundganglion verschmolzenen Ganglienpaare werden den drei procephalen Segmenten entsprechend als Protocerebron, Deutocerebron und Tritocerebron bezeichnet.

Eine scharfe Abgrenzung der drei Abschnitte der zusammenhängenden Ganglienmasse ist natürlich nur auf Grund histologischer Untersuchungen möglich. Ich muß mich daher damit begnügen, ganz kurz die einzelnen Gehirnabschnitte nach ihrer Lage zu charakterisieren. Das Protocerebron umfaßt die obere Hauptmasse des Oberschlundganglions. Man sieht es in seiner ganzen Ausdehnung, wenn man das Gehirn vom Scheitel her freilegt (Fig. I). Zu ihm gehört die Hauptmasse der beiden Gehirnhälften (Hemisphären), denen die Augennerven jederseits entspringen. Vom Deutocerebron ist von der Dorsalseite nur ein kleiner, äußerster Teil der gangliösen Anschwellung der Antennenwurzeln zu erkennen. Man sieht diesen Teil besser von der Seite und besonders von unten. Jederseits an der Unterseite der beiden Hemisphären liegen die beiden Ganglien des zweiten Somiten. Sie heben sich zumal in ihrem vorderen Teile als Bulbi olfactorii ziemlich deutlich von der übrigen Ganglienmasse ab. Weit voneinander getrennt, sind sie untereinander durch eine Commissur verbunden, die im ventralen Teile der Hemisphären verborgen ist. Dem Deutocerebron schließt sich ventral unmittelbar das Tritocerebron an. Es umfaßt den untersten Abschnitt des Oberschlundganglions und den größten Teil der Schlundcommissuren. Seine beiden Ganglien sind miteinander durch eine Quercommissur (Fig. II u. III *noc*) verbunden, die einzige der ganzen Ganglienkette, die als äußerlich erkennbarer Nervenstrang erhalten geblieben ist.

Das Protocerebron.

Im Ganglion des ersten Ursegments liegen die psychischen Centren. Außerdem entspringt ihm der Augennerv (Nervus opticus). Dieser ist bei weitem der stärkste aller Nerven. Nach Berlese entspringt dem Protocerebron auch der Oberlippennerv, doch folgen wir hier der ursprünglichen Einteilung Viallanes, der diesen Nerven dem Tritocerebron zurechnet.

Das Deutocerebron.

Dem Deutocerebron entspringen drei Nervenpaare oder vier, wenn man den motorischen Ast des Antennennerven als besonderen Nerven betrachtet. Der erste und stärkste von ihnen ist der Antennennerv (Nervus antennalis) (Fig. I u. VIII *na*). Er nimmt seinen Ursprung aus einer ganglïösen Anschwellung an der vorderen Unterseite des Oberschlundganglions, die von oben nicht ganz so stark sichtbar ist, wie es Fig. I zeigt. Der innere Hauptast dieses Nerven zieht unverzweigt an der Innenseite des antennalen Fortsatzes des Endoskelettes des Kopfes im Bogen zur Antenne, in deren Basalgliede, dem Schaft (Scapus), er sich in zwei Äste teilt, die die Antenne durchziehen.

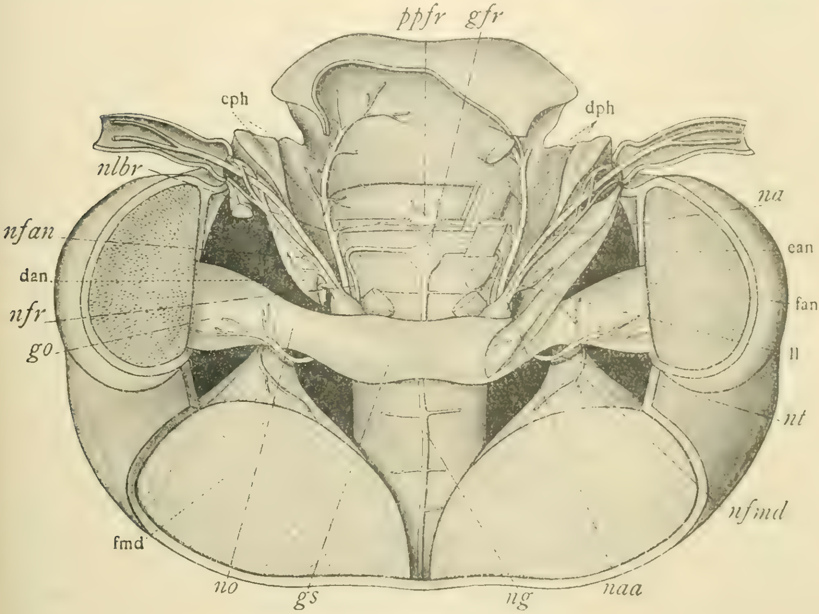


Fig. I.

Kopf von oben geöffnet (erster Frontalschnitt). Zeigt das Oberschlundganglion nebst entspringenden Nerven, sowie den vorderen Teil des unpaaren sympathischen Nervensystems. Die Buchstabenerklärung für sämtliche Figuren befindet sich am Ende dieser Arbeit.

Ein Nebenast entspringt der ganglïösen Anschwellung. Er wird als Nervus antennalis accessorius (Fig. I *naa*) bezeichnet, gibt sofort je einen Ast an die drei Antennenmuskeln, den Musculus extensor antennae (*ean*), Musculus flexor antennae (*fan*) und Musculus depressor antennae (*dan*) ab und zieht selbst dem Hauptstrang außen angeschmiegt (in Fig. I aus zeichnerischen Rücksichten abgehoben) weiter. Dann spaltet er sich kurz vor Erreichen der Antenne in drei Äste, von denen zwei den Antennennerv umfassen, um darauf wieder miteinander zu verschmelzen. Die beiden restierenden Äste verlieren sich an der Insertionsstelle der drei Antennenmuskeln. Die Teilung des Antennennerven in zwei Arme, einen sensorischen und einen motorischen, hat schon Blanchard bei *Dytiscus* beobachtet, und auch Berlese führt den letzteren als selbständigen Nerv an.

Der nächste Nerv des Deutocerebrons ist der Nervus tegumentalis oder Scheitelnerv (Fig. I u. VIII *nt*). Er entspringt von der lateralen Hinterfläche des Oberschlundganglions etwa an der Stelle, wo Augennerv und Schlundcommissur abgehen. Der Scheitelnerv zieht schräg nach außen um den Nervus opticus in die Höhe und verzweigt sich über dem Augenganglion und unter dem Vertex in dem auflagernden Fettgewebe und zwischen den Tracheen.

Der letzte Nerv des zweiten Gehirnsegments entspringt dem Hinterrande des Oberschlundganglions, wo es dem Oesophagus aufruht und geht unmittelbar in das Ganglion des Rückengefäßes (Fig. VIII *gvd*) über.

Das Tritocerebron.

Während Proto- und Deutocerebron die Hauptmasse des Oberschlundganglions bilden, ist das Tritocerebron vornehmlich im oberen Teile des Schlundringes enthalten. Ihm entspringen am vorderen, oberen Rande unterhalb des Antennennerven zwei Nerven aus einer gemeinsamen Wurzel, die sich aber sofort trennen.

Der äußere von beiden ist der Oberlippennerv (Nervus labralis Fig. I u. VIII *nlbr*). Er zieht innerhalb des antennalen Fortsatzes des Innenskelettes des Kopfes zwischen Antennenmuskeln und den Dilatatoren des Pharynx an diesem entlang nach vorn, wobei er sich reich verzweigt. Der erste, sehr zarte Ast entspringt der Innenseite und endet, quer über den Oesophagus ziehend, in dem präfrontalen Plexus (Fig. I *ppfr*) des sympathischen Nervensystems. Gleich darauf spaltet sich der Oberlippennerv in zwei ziemlich gleichwertige Hauptäste, von denen der obere hauptsächlich die verschiedenen Teile des Clypeus innerviert, der untere dagegen die Oberlippe, sowie den Musculus dilatator pharyngis primus und in geringem Maße auch den Musculus compressor pharyngis (*cph*).

Der zweite, innere Nerv des Tritocerebrons, der Nervus frontalis

(Fig. I *nfr*), zieht ebenfalls nach vorn am Oesophagus entlang, biegt hinter der Sehne des Musculus levator labri (*ll*) und zwischen dem dritten und vierten Dilatator pharyngis (*dph*) zur Mitte ein und endet auf dem Oesophagus jederseits im Ganglion frontale (*gfr*). Er gibt unterwegs keinen Ast ab.

Die Quercommissur.

Kurz bevor der Schlundring sich mit dem Unterschlundganglion verbindet, bildet er zwischen den beiden Schenkeln eine Quercommissur (Commissura transversalis oder Annulus oesophageus) (Fig. II u. III *noe*), die dem Unterschlundganglion sehr genähert ist. Diese Commissur ist von *Dytiscus* zuerst beschrieben und abgebildet von Blanchard (1846), später von Leydig (1864). Liénard hat dann 1880 das Verhalten dieser Quercommissur in den verschiedenen Ordnungen der Insekten untersucht und ist dabei zur Aufstellung von vier Typen gekommen. Der charakteristische Vertreter seines zweiten Typus ist *Dytiscus marginalis.* Diesen Typus charakterisiert Liénard nach Kolbe folgendermaßen: »Das obere und untere Schlundganglion sind einander genähert, die Längscommissuren (Schlundring) sehr kurz; die Quercommissur verbindet die beiden Längscommissuren und ist dem unteren Schlundganglion sehr genähert, so daß sie demselben fast anliegt, aber von ihm unabhängig bleibt.« Diese Beschreibung trifft auf *Dytiscus marginalis* vollkommen zu. Die beiden zarten Muskeln (Musculus tentorio-pharyngealis [*tp*]), die an der Querbrücke (Tentorium) des inneren Kopfskelettes ansetzen, ziehen zwischen der Quercommissur und dem Unterschlundganglion durch nach vorn. Diese Muskeln hat auch Liénrad bei *Dytiscus* schon gesehen, denn er schreibt S. 387 «Quelquefois, l'espace libre entre la commissure et le ganglion sous-oesophagien livre encore passage à quelques fibrilles musculaires (Dyticides)». Zuweilen bemerkte ich eine feine Innervierung dieser Muskeln von der Quercommissur aus, doch scheinen sie vornehmlich von einem sehr zarten Ästchen des Mandibelnerven innerviert zu werden. Bei *Melolontha vulgaris* entspringt die Quercommissur direkt dem Oberschlundganglion, ist daher viel länger und wird ihrem Namen Annulus oesophageus eher gerecht als bei *Dytiscus.*

Das sympathische Nervensystem.

(Fig. I, I*A* und VIII.)

Bevor wir uns den Ganglien und Nerven des Bauchmarkes zuwenden, wollen wir noch ein System von Nerven besprechen, das mit dem Oberschlundganglion verbunden ist und von ihm entspringt. Es ist dies das oberhalb des Darmes gelegene, sympathische Nervensystem, das seit seiner Entdeckung stets das größte Interesse erregt hat, wie der verhältnismäßig umfangreichen Literatur zu entnehmen ist.

Das vom Gehirn entspringende sympathische Nervensystem zerfällt bei *Dytiscus marginalis* wie bei andern Insekten in drei vollständig verschiedene, untereinander verbundene Teile, die Ganglien und Nerven des Darmes, des Rückengefäßes und der Tracheen.

1. Die Ganglien und Nerven des Darmes.

Dieser unpaare Teil des sympathischen Nervensystems innerviert den vorderen Teil des Darmtractus. Er bildet zwei leicht sichtbare Ganglien, das Ganglion frontale (Fig. I, I*A* u. VIII *gfr*) und das Ganglion ventriculare (Fig. I*A*, *gv*). Das erstere liegt, wie der Name sagt, unter der Stirn direkt auf der Mitte des Pharynx. Es hat etwa die Gestalt eines gleichseitigen, mit einer Spitze nach hinten gerichteten Dreiecks, dessen Seiten etwas gerundet sind. Allen drei Spitzen, sowie der vorderen Seite desselben entspringen Nerven. Die beiden seitlichen Winkel laufen aus in die Nervi frontales, die sie mit dem Tritocerebron verbinden, wie bei der Besprechung des Oberschlundganglions schon erwähnt wurde. Abweichend von den Angaben früherer Autoren bilden diese Nerven nach meinen Untersuchungen bei *Dytiscus* keine Zweige. Nach vorn entsendet das Ganglion frontale einen zarten Ast, der sich bald auf dem Musculus compressor pharyngis (*cph*) verzweigt und zusammen mit zwei Ästchen des Oberlippennerven eine Art Nervenplatte bildet. Diese möchte ich als Plexus praefrontalis (Fig. I *ppfr*) bezeichnen. Faivre spricht hier von einem kleinen präfrontalen Ganglion, obschon bei *Dytiscus* von einer gangliösen Anschwellung nichts zu entdecken ist. Von diesem Plexus aus verteilen sich die zarten Nervenfäden auf die Dilatatoren und Kompressoren des Pharynx.

Nach hinten setzt sich das Ganglion frontale in den Schlundmagennerv (Nervus stomatogastricus, *ng*), den Nervus recurrens älterer Autoren, fort, der unter dem Oberschlundganglion durch auf dem Oesophagus entlang läuft, wobei er aus seiner ursprünglich medianen Lage, wie schon J. Müller feststellte, allmählich die linke Seite des Oesophagus gewinnt, um schließlich an seinem Ende das Ganglion ventriculare zu bilden. Von diesem erstrecken sich zwei Fäden über den Kaumagen (Vormagen, Proventriculus) und Chylusmagen, wobei sie sich äußerst fein verzweigen. Auf der ganzen Strecke zwischen

Ganglion frontale und ventriculare entsendet der Schlundmagennerv zahlreiche, deutlich erkennbare Nervenfädchen an den Oesophagus. Dabei wird der Nerv nach hinten merklich kräftiger. Von diesen Ästen müssen zwei Paare erwähnt werden. Das erste und kräftigste liegt zwischen dem Ganglion frontale und dem Oberschlundganglion. Jeder Ast zieht quer über den Oesophagus, dessen seitliche Mittellinie erreichend, biegt dann im rechten Winkel nach hinten um und dringt parallel dem Schlundmagennerv zwischen Gehirn und Oesophagus bis an die mediane Seite des Gefäßganglions, mit dem es sich zu verbinden scheint. Das zweite Paar entspringt dem Nervus stomatogastricus dicht hinter dem Oberschlundganglion in der Höhe der Gefäßganglien. Eine Verbindung des Nerven mit diesem Ganglion konnte ich nicht feststellen, obschon nach den Angaben Blanchards und andrer eine solche bestehen soll. Ebensowenig ist von einer gangliösen Anschwellung des Nervus stomatogastricus an dieser Stelle zu sehen, wie sie bei andern Insekten, z. B. *Melolontha vulgaris*, beschrieben wird. Man bezeichnet sie dort als Ganglion hypocerebrale. Auch der weitere Verlauf des Schlundmagennerven dieses Käfers weicht von dem des *Dytiscus* erheblich ab. Er spaltet sich nämlich hinter dem Ganglion hypocerebrale in zwei Äste, die einander parallel verlaufen und je ein Ganglion ventriculare bilden.

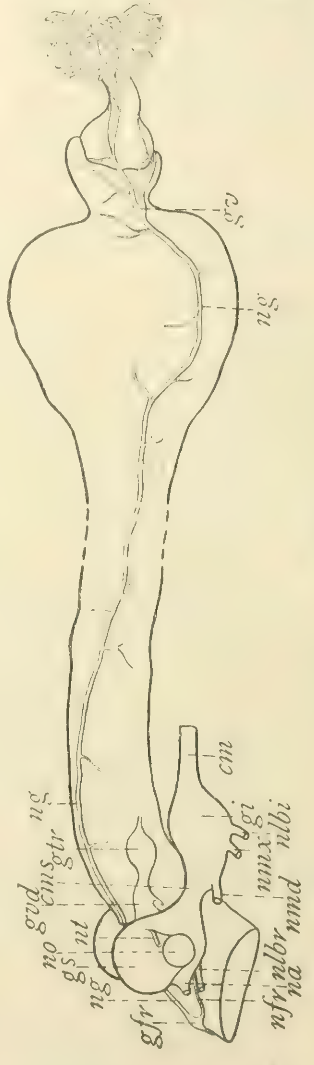


Fig. 14. Skizze des sympathischen Nervensystems.

Gesehen hat den Schlundmagennerv bei *Dytiscus marginalis* zuerst Treviranus, ohne ihn weiter zu beschreiben, abgebildet J. Müller. Seine Figur gibt das Ganglion frontale mit den seitlichen frei endigenden Wurzeln, den Schlundmagennerv und das Ganglion ventriculare mit den entspringenden Ästen in ihrer natürlichen Lage auf dem Schlunde und Darm wieder.

Die übrigen Abschnitte des Darmes, der Mittel- und Enddarm, werden von dem letzten Nerven des letzten Abdominalganglions, dem Nervus genito-splanchnique (Faivre) innerviert, dessen Verlauf von andrer Seite bearbeitet werden wird.

2. Die Ganglien und Nerven des Rückengefäßes.

Das erste Paar des paarigen sympathischen Nervensystems bilden die Ganglien des Rückengefäßes (Fig. I *A* u. VIII *gvd*), die zuerst von Lyonnet entdeckt wurden. Bei *Dytiscus marginalis* sind diese Ganglien bedeutend schwächer als beim Maikäfer (*Melolontha vulgaris*), und ihre Form ist wenig scharf umrissen. Sie erwecken weniger den Eindruck eines typischen Ganglions als den eines bandförmigen Nervenpolsters. Diese Ganglien entspringen jederseits dem Hinterrande des Oberschlundganglions und liegen dem Dorsalgefäß direkt auf, das von ihnen innerviert wird. Die Verbindung zwischen beiden ist so innig, daß es äußerst schwer hält, dieselbe zu lösen. Fast immer bleibt dabei ein Stück des Gefäßes an dem Ganglion haften.

An dem hinteren Teil ihrer Innenseite entsenden die Gefäßganglien einen sehr zarten Ast, der sich zwischen den Dilatatoren des Oesophagus verliert. Mit dem Schlundmagennerv treten die Ganglien mittels eines feinen Nervenfadens in Verbindung, der, wie oben beschrieben, jenem vor dem Oberschlundganglion entspringt. Einen recht kräftigen Nerven entsenden die Gefäßganglien an ihrer Außenseite. Derselbe zieht unter dem Augennerv schräg nach vorn und verschmilzt mit einem Aste des Maxillarnerven, kurz vor der Verschmelzung mit ihm eine kleine gangliöse Anschwellung bildend. Bei *Melolontha vulgaris* entsendet das Gefäßganglion nach Straus-Dürckheim auch einen Ast, der mit dem Nervus opticus und mandibularis in Verbindung tritt, doch konnte ich einen analogen Nerv bei *Dytiscus* nicht entdecken.

3. Die Ganglien und Nerven der Tracheen.

Das zweite Paar des paarigen sympathischen Nervensystems, die Tracheenganglien (Fig. I *A* u. VIII *gtr*), sind gleichzeitig von Straus-Dürckheim und Brandt entdeckt worden. Bei *Dytiscus* heben sie sich von den Ganglien des Rückengefäßes hinten als etwas länglich-kugelige, dem Oesophagus angedrückte Knoten scharf ab. Sie sind an der Seitenwand des Oesophagus schräg nach unten und hinten gerichtet, so daß ihre unteren Teile einander genähert sind. Doch konnte ich eine untere Verbindung derselben, wie sie von andern Formen beschrieben wird, bei *Dytiscus* nicht finden. Dem Ganglion liegt ein starker Tracheenast unmittelbar an, und man kann sich durch vorsichtiges Anlüften desselben klar überzeugen, daß das Ganglion mehrere äußerst feine Fäden an die Trachee entsendet. Ohne Färbung gelingt es aber nicht, die Verzweigungen genauer zu verfolgen, wie denn überhaupt die makroskopische Untersuchung mit Lupe und Binocular bei Verfolgung der Nervenendigungen des paarigen sympathischen Nervensystems, wie der feineren Verzweigungen des unpaaren versagt.

Einen von den Ganglien des Thorax und des Abdomens entspringenden Teil des sympathischen Nervensystems, wie er z. B. nach Leydig bei *Locusta viridissima* L. gut entwickelt ist, habe ich bei *Dytiscus marginalis* nicht gefunden. Bei *Locusta viridissima* sollen von diesen sympathischen Nerven die Muskeln des Tracheenverschlußapparates (Stigmen) innerviert werden. Bei *Dytiscus* werden dieselben, d. h. wenigstens alle abdominalen Stigmen, wie wir später sehen werden, von den Abdominalnerven innerviert.

Das Unterschlundganglion (G. infraoesophageum).

[Fig. II, III und VIII *gi*,)

Die unter dem Oesophagus liegende Ganglienmasse des Kopfes ist, wie anfangs erwähnt wurde, durch Verschmelzung der Ganglien der drei Ursegmente des Gnathocephalons oder des vierten bis sechsten Kopfsomiten entstanden. Es ist bedeutend kleiner als das Oberschlundganglion und liegt, wie der Name Unterschlundganglion sagt, unter dem Oesophagus, und zwar sicher eingebettet im Centrum des inneren Kopfskelettes, dessen mittlere Brücke, das Tentorium, sich quer über die Mitte des Ganglions lagert. Bei der Ansicht von oben erscheint das Ganglion vorn bedeutend breiter als hinten, verjüngt sich also nach der letzteren Richtung hin. Im übrigen ist seine Oberseite ziemlich flach, die Unterseite dagegen stark bauchig gewölbt. Der vorderen Oberseite des Ganglions entspringt jederseits vor dem Tentorium der Schlundring (*cms*), der die Verbindung mit dem Oberschlundganglion herstellt, aus der vorderen Hälfte des Ganglions die drei Nervenpaare zur Versorgung der Mundwerkzeuge. In dem vorderen und unteren Winkel, den die Schenkel des Schlundringes und Ganglion miteinander bilden, entspringt das äußerste dieser drei Nervenpaare, der Nervus mandibularis (Fig. II, III u. VIII *nmd*), schräg nach vorn zwischen

Oesophagus und Endoskelet in die Höhe ziehend. An der Unterseite des Ganglions, mehr der Mediane zu, entspringen die Maxillar- (*nmx*) und ferner die Labialnerven (*nlbi*), die entsprechend der Lage der betreffenden Mundwerkzeuge gleichfalls nach vorn ziehen. Etwas vor den Wurzeln der Labialnerven erreicht das Ganglion seine größte Breite und läuft nun keulenförmig nach hinten in die beiden Commissuren *cm* aus, die es mit dem Ganglion des Prothorax verbinden. In diesem hinteren Teile entspringen dem Unterschlundganglion noch zwei Nervenpaare, das erste schwächere, der Nervus jugularis primus (Fig. VIII *nrts*) etwas hinter dem Labialnerven in der Höhe der seitlichen Mittellinie des Ganglions und das zweite, der Nervus jugularis secundus (Fig. VIII *ncmI*), bedeutend kräftigere, unmittelbar vor Übergang des Ganglions in die Commissuren.

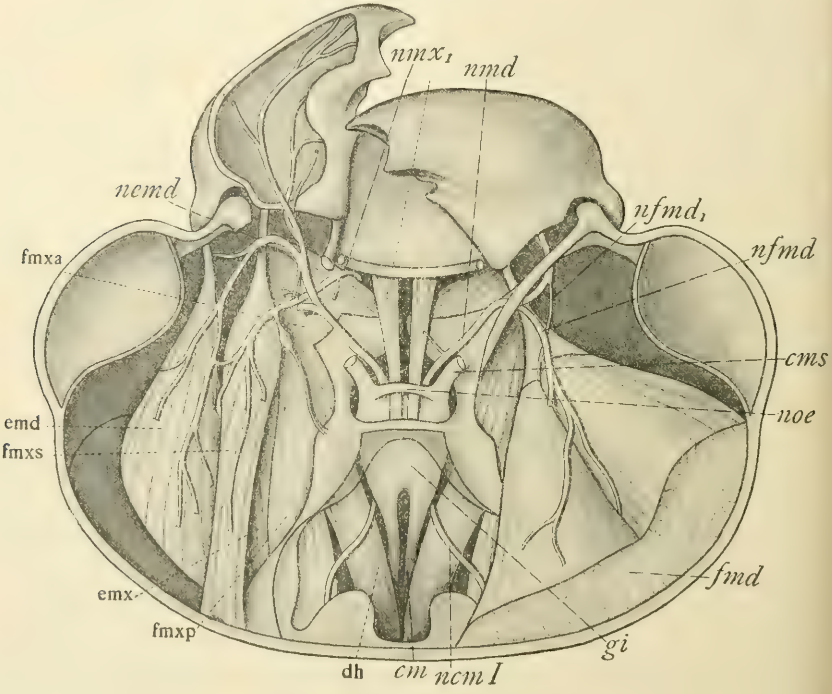


Fig. II.

Kopf von oben geöffnet (zweiter Frontalschnitt). Zeigt das Unterschlundganglion, die Quercommissur, den Mandibelnerven und einen Teil des Maxillarnerven.

Das Ganglion des vierten Kopfsegments oder ersten gnathocephalen Segments entsendet nur einen Nerven, den

Mandibelnerv (Nervus mandibularis).

(Fig. II *nmd.*)

Der Mandibelnerv ist der erste der drei vom Unterschlundganglion zu den Mundwerkzeugen ziehenden Nerven. Er entspringt, wie oben beschrieben, etwas unter dem Schlundringe der Unterseite des Ganglions, zieht an der Innenseite des inneren Kopfskelettes schräg nach vorn empor, tritt da, wo die Sehne des Musculus flexor mandibulae (*fmd*) den vorderen, antennalen Fortsatz des inneren Kopfskelettes kreuzt, zwischen beiden durch und verzweigt sich gleichzeitig an dieser Stelle. Der Ast *nfmd* läuft an der Sehne des Musculus flexor mandibulae hinauf und innerviert denselben, sich in ihm verzweigend, wobei der erste Nebenast an der Außenseite der oberen, sich stets in gleicher Weise abhebenden Muskelpartie hinaufläuft, wie Fig. I zeigt. Etwas später entspringt dem Truncus ein weit feinerer Ast (*nfmd*), direkt entgegengesetzt dem Verlauf des Nerven nach rückwärts ziehend, und verliert sich nach geradem Verlauf hinter der Chitinsehne des Beugers der Mandibel. Unmittelbar darauf gibt der Stamm einen neuen Ast (*nemd*) ab, der im Bogen zum Strecker der Mandibel zieht, sich auf ihm stets gleich verzweigend. Der Truncus selbst tritt schließlich direkt in die Mandibel ein, nachdem er sich kurz vor dem Eintritt dreifach gespalten hat.

Auch dem Ganglion des fünften Somiten entspringt nur ein Nervenpaar.

Der Maxillarnerv (Nervus maxillaris).

(Fig. III *nmx.*)

Der Maxillarnerv ist der Lage nach der mittlere der drei Mundnerven des Unterschlundganglions. Er ist ein sehr starker, reich verzweigter Nerv, der nicht leicht unversehrt zu präparieren ist.

Sämtliche, die Maxillarmuskeln innervierenden Äste entspringen dem Maxillarnerven schon bald nach seinem Austritt aus dem Ganglion in etwa gleicher Höhe. Ein kräftiger Ast (Fig. II nmx_1) entspringt an der Innenseite des Nerven und zieht schräg nach oben quer über den Flexor maxillae anterior (*fmxa*), dessen Oberseite er so gewinnt, an die er auch einige zarte Ästchen abgibt. Sowie er dann unter dem Mandibelnerven durchziehend den Flexor maxillae superior (*fmxs*) erreicht, verbindet er sich mit einem Nerven des Rückengefäßganglions, wie beim sympathischen Nervensystem beschrieben ist, innerviert dann den Flexor maxillae superior, verbindet sich mit einem

Zweige des Extensorastes (*nemd*) des Mandibelnerven und tritt schließlich noch zwischen Extensor mandibulae und Flexor maxillae superior nach unten an den Musculus extensor maxillae (*emx*) heran.

Dem vorigen Aste gegenüber entspringt dem Truncus ein zweiter Ast (nmx_2), der sich sofort kräftig weiterverzweigt. Seine Zweige *a*, *b*, *c* innervieren die drei ziemlich leicht zu trennenden Partien des Flexor maxillae anterior (*fmxa*), der erste außerdem den Flexor maxillae posterior (*fmxp*). Der Zweig *d* zieht an dem Cardo der Maxille entlang, innerviert denselben und dringt schließlich in den Stipes ein, wo er mit je einem Aste an den Extensor lobi externi maxillaris (*elm*) und den Flexor lobi externi maxillaris (*flm*) herantritt.

Der Truncus des Maxillarnerven zieht über den untersten Teil des Flexor maxillae anterior, der an der Innenseite des inneren Kopfskelettes ansetzt, hinweg zur Maxille, in die er zwischen Lobus internus und Palparium (Squama palpigera) eindringt. Auf diesem Wege gibt er außer den vorher beschriebenen nur noch zwei bis drei sehr zarte Äste ab, von denen der eine sich auf der Haut verästelt, welche Unterlippe und Maxille verbindet, und außerdem mit einem Ästchen des Unterlippennerven verschmilzt. Die beiden andern (in Fig. III nur einer gezeichnet) verlieren sich an der Insertionsstelle der Sehnen des Flexor maxillae superior und anterior.

Bei seinem Eintritt in die Maxille spaltet sich der Maxillarnerv in drei Äste *a*, *b* und *c*. Der vorderste (*a*) dringt in die innere Lade (Lobus internus) ein. Der mittlere (*b*) durchzieht das Palparium (Squama palpigera) und den Kiefertaster mit zwei Ästen, von welch letzteren der innere vor Eintritt in das Palparium ein Ästchen an den zweigliedrigen Lobus externus abgibt. Der äußere Palpenast des Nerven verbindet sich ferner in dem Palparium durch einen zarten Nerven mit dem dritten Hauptast (*c*), der vorher den Extensor palpi maxillaris (*epm*) innerviert hat.

Das Ganglion des letzten, sechsten Kopfsegments oder dritten gnathocephalen Segments entsendet drei Nervenpaare. Der erste von ihnen ist

Der Unterlippennerv (Nervus labialis).

(Fig. III *nlbi.*)

Er ist der unterste und innerste der drei Nerven des Unterschlundganglions, welche die Mundwerkzeuge innervieren. Er entspringt jederseits direkt von der Unterseite des Ganglions und zieht in eigentümlich leicht gewundenem Laufe dem Levator labii (*lla*) platt angeschmiegt nach vorn und tritt dann unter dem Levator glossae internus (*lgi*) hindurch, um sich darauf in der Zunge (Ligula) und den Paraglossen zu verzweigen. Er gibt in seinem Verlaufe zwei Äste ab. Der erste innerviert die Kehle (Gula) und das Kinn (Mentum), sowie die verschiedenen Muskeln der Unterlippe und verschmilzt schließlich wieder mit dem Truncus. Der zweite Ast entspringt beträchtlich weiter vorn und durchzieht das Palparium und die Lippentaster mit zwei Ästen.

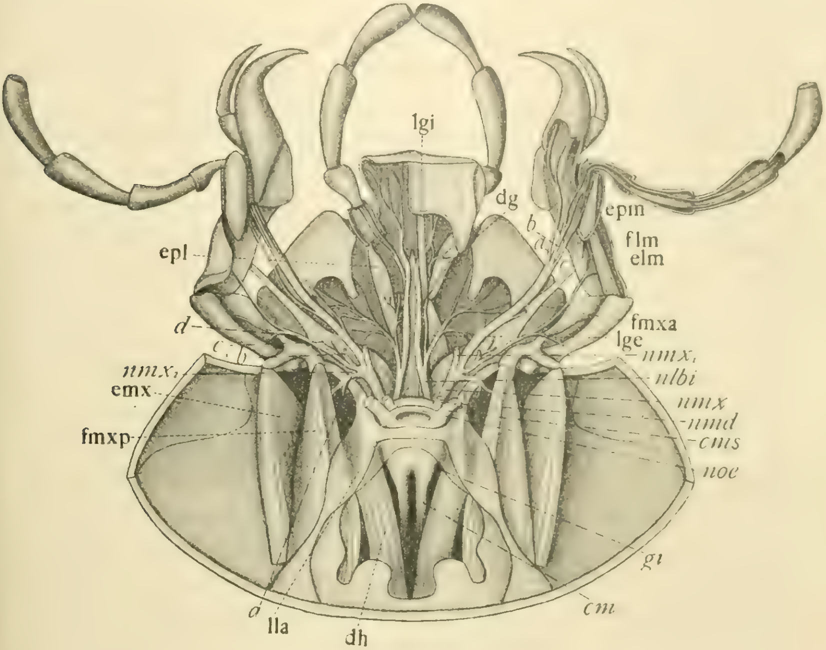


Fig. III.

Kopf von oben geöffnet (dritter Frontalschnitt). Zeigt das Unterschlundganglion, die Quercommissur, den Maxillar- und den Labialnerven.

Der erste Jugularnerv (Nervus jugularis primus).

(Fig. VIII ***nrts.***)

Der Ursprung des zweiten Nerven des sechsten Somiten ist schon bei der speziellen Beschreibung des Unterschlundganglions beschrieben worden, und kann ich deshalb gleich zum Verlauf dieses Nerven übergehen. Er zieht zunächst schräg abwärts unter dem Depressor capitis horizontalis (*dh*) hindurch, steigt an dessen Außenseite empor und tritt oberhalb des Darmes an der Dorsalseite des Hinterhauptloches in den Prothorax ein. Kurz vor Verlassen des Kopfes gibt er einen sehr zarten Ast in denselben ab; letzterer verläuft direkt unter dem Chitin und entzog sich so der weiteren Untersuchung. Der Hauptstamm des Nerven tritt an die Innenseite des Rotator capitis superior (*rts*), den er innerviert. Man könnte ihn daher als Nervus rotatoris capitis superioris (*nrts*) bezeichnen, doch soll er mit Rücksicht auf den dritten Nerven des letzten Kopfsomiten, der die übrigen Beweger des Kopfes innerviert, Nervus jugularis primus genannt werden. Ihm entspricht vielleicht Blanchards rétracteur de la mandibule.

Der zweite Jugularnerv (Nervus jugularis secundus).

(Fig. VIII *ncmI.*)

Der dritte Nerv des sechsten Ursegments des Kopfes ist zugleich der letzte Gehirnnerv. Er entspringt, wie schon erwähnt, dem hinteren Teile des Unterschlundganglions kurz vor dessen Übergang in die Commissuren. Dieser zweite Jugularnerv ist bedeutend kräftiger als der erste und innerviert dementsprechend auch eine größere Zahl von Bewegern des Kopfes. Kurz nach seinem Austritt aus dem Ganglion entsendet er einen starken Ast, der an der Medianseite des Depressor capitis horizontalis (*dh*) direkt emporsteigend denselben überquert und dann den Depressor capitis verticalis (*dv*) innerviert. Diesem Aste gegenüber, also an der Unterseite des Nerven, entspringt ein Ast, der kurz vor dem Ganglion des Prothorax wieder mit dem Bauchmark verschmilzt.

Wegen dieses Astes möchte ich den zweiten Jugularnerv mit dem zweiten (Fig. VIII *ncmII*) und dritten (*ncmIII*) Commissuralnerven in Parallele bringen. Diese entspringen den Commissuren der Brustganglien und haben daher ihren Namen erhalten. Charakteristisch für sie ist nach Brandt, daß sie sich den Flügelnerven mittels eines Astes anfügen. Das ist natürlich dem zweiten Jugularnerven nicht möglich, da das erste Thoraxsegment keine Flügel trägt. Er entsendet deshalb den entsprechenden Ast an die Commissur kurz vor ihrem Eintritt in das Ganglion prothoracis. Ferner entspringt der zweite Jugularnerv zwar nicht der Commissur, die Unterschlundganglion und Prothoracalganglion verbindet, aber doch immerhin an der Übergangsstelle des Unterschlundganglions in dieselbe. Eine wesentliche Stütze findet der Vergleich der drei Nerven auch in der Tatsache, daß sie alle drei in gleicher Weise den über der Ganglienkette liegenden horizontalen Muskelstrang innervieren, und zwar der zweite Jugularnerv den Depressor capitis horizontalis (*dh*), der zweite Commissuralnerv den Retractor prothoracis (*rtrp*) und der dritte Commissuralnerv den Retractor mesothoracis (*rtrm*). Erweitert man in dieser Weise den Begriff des Commissuralnerven, indem man allen seinen Eigenschaften gerecht wird, so ist es sicher gerechtfertigt, den zweiten Jugularnerven als ersten Commissuralnerven *ncmI* zu bezeichnen. Trotzdem wollen wir hier an dem ersteren Namen festhalten, der die Gesamttätigkeit der Nerven auf die Bewegung des Kopfes besser zum Ausdruck bringt.

Für die Auffassung des zweiten Jugularnerven als Commissuralnerv spricht übrigens auch das Verhalten desselben bei einigen andern Käferfamilien, von dem Blanchard uns berichtet. So entspringt er bei den Cerambyciden den Commissuren, die Unterschlundganglion und Ganglion des Prothorax miteinander verbinden, und verschmilzt mit dem vorderen Nerven des Prothorax. Sein Ursprung und Verlauf bei dem Kolbenwasserkäfer *Hydrous piceus* gleicht den Verhältnissen bei *Dytiscus* in äußerst auffälliger Weise. Er entspringt bei diesem Käfer der Basis des Unterschlundganglions und verschmilzt mit dem Ganglion des Prothorax dicht bei der Ursprungsstelle des ersten Nerven. Wenn er schließlich bei andern Käfern vollständig fehlt, so dürfte dieses scheinbare Fehlen auf einer völligen Verschmelzung mit den Commissuren beruhen.

Nach Abgabe des mit dem Bauchmark wieder verschmelzenden Astes spaltet der Nervus jugularis secundus sich bald in zwei weitere Äste, von denen der eine ziemlich horizontal verläuft und den Depressor capitis horizontalis (*dh*) innerviert. Der zweite Ast tritt mitten durch diesen Muskel hindurch, steigt dann nach oben am Darm empor, innerviert mit zwei starken Ästen, von denen der hintere sich wiederum gabelt, den Levator capitis horizontalis (*lh*) und endet schließlich an dem Depressor prothoracis (*dpr*) und dem Rotator prothoracis (*rtp*).

Faivre bezeichnet den zweiten Jugularnerven als nerf basilaire. Wie bei *Dytiscus* so ist auch bei *Carabus* dieser Nerv sehr kräftig. Weit schwächer ist er dagegen bei *Melolontha vulgaris* und andern Käfern, deren Kopf wenig beweglich ist.

B. Thorax.

Die drei Thoracalganglien bilden mit dem Unterschlundganglion eine in gerader Richtung nach hinten fortlaufende Ganglienkette unterhalb des horizontalen Muskelstranges, den die Muskeln Depressor capitis horizontalis (*dh*), Retractor prothoracis (*rtrp*) und Retractor mesothoracis (*rtrm*) bilden. Wie das Unterschlundganglion durch das Endoskelet des Kopfes, so werden die Ganglien des Thorax durch die gabelförmigen Episternalapophysen des inneren Thoraxskelettes in ihrer Lage gestützt, und zwar das Ganglion des Prothorax durch die Episternalapophyse dieses Segments, die Ganglien des Meso- und Metathorax durch die des Mesothorax. Das Ganglion prothoracis liegt ganz am Hinterrande, das Ganglion mesothoracis etwas näher der Mitte und das Ganglion metathoracis ganz am Vorderrande des zugehörigen Segments. Es erscheint nun ganz natürlich, daß die Nerven, die sich von den Ganglien zu den einzelnen Organen der Segmente begeben, den diesen Organen nächstliegenden Teilen der Ganglien entspringen. Mit andern Worten, die Lage des Ganglions im Segment bedingt den Ursprung der Nerven. Das läßt sich bei den drei Thoracalsegmenten deutlich erkennen. Entsprechend der eben besprochenen Lage der Ganglien in ihren Segmenten zeigt sich eine Verschiebung der Ursprungsstelle der Nerven nach hinten, die ganz besonders ausgeprägt und sichtbar ist bei den Nerven des metathoracalen Ganglions. Dieses liegt, wie wir gesehen haben, ganz am Vorderrande des Segments und entsendet daher die meisten Nerven aus seinen hinteren Teilen an die Organe.

Der allgemeine, morphologische Bau der drei thoracalen Segmente zeigt eine Reihe gemeinsamer und differenter Charaktere. Jene sind ausgeprägt in dem einheitlichen Bau der ventralen Anhänge, der drei Beinpaare, diese in der verschiedenen Ausbildung der dorsalen Anhänge (Elytren und Flügel) oder deren Fehlen (Prothorax). Diese Ähnlichkeit oder Verschiedenheit der drei Segmente wird wiederholt durch Zahl und Verlauf der Nerven. Elytren- und Flügelnerv, unter sich verschieden, finden kein Gegenstück im Prothorax. Die gesamte Nervatur der drei Beinpaare aber zeigt einen in den Hauptzügen einheitlichen Bau und Verteilung. Sechs einander entsprechende Nervenpaare oder Nervenkomplexe lassen sich ohne Zwang an jedem Thoracalganglion unterscheiden.

Das Ganglion prothoracis.

(Fig. IV *gth1.*)

Dieses Ganglion liegt direkt vor der Episternalapophyse des Prothorax, mit ihr dem Hinterrande desselben genähert. Es bleibt bei den Käfern regelmäßig von den beiden folgenden getrennt. Die Form des Ganglions wird wie die des mesothoracalen Ganglions in ganz besonderem Maße durch die entspringenden Nerven beeinflußt. Auf horizontalen Präparaten sowohl von der Dorsal- als auch von der Ventralseite sieht man diesen bestimmenden Einfluß der Nerven auf die Gestalt des Ganglions am besten. Man gewinnt dabei den Eindruck einer gewölbten Platte, die sich nach allen Seiten in mehr oder weniger scharf sich abhebende Nervenstrahlen auszieht. Von der Seite und von vorn erscheint es dagegen mehr abgerundet und kompakt. Der Darstellung des Ursprunges der Nerven des Ganglions dient am besten ein Längsschnitt, ihres Verlaufes dagegen ein Querschnitt.

Die Zahl der Nerven, die dem Ganglion prothoracis entspringen, wechselt bei den Familien der Coleopteren. Blanchard schreibt darüber: «On peut compter trois paires de nerfs prothoraciques. Ordinairement elles ont chacune leur origine distincte dans le ganglion, mais souvent aussi elles naissent d'un seul tronc commun ou quelquefois de deux, pour se séparer ensuite. La première distribue ses branches plus particulièrement aux muscles rétracteurs de la tête, la seconde aux muscles latéraux et supérieurs du prothorax et la troisième aux pattes antérieures de l'insecte.»

Drei Paar getrennt entspringende Nerven finden sich z. B. bei *Carabus*. Von ihnen teilt sich jeder seinerseits wieder unmittelbar nach dem Austritt aus dem Ganglion in mehrere Äste. Den entgegengesetzten Typ finden wir bei *Melolontha*. Hier entspringen alle Nerven des Prothorax einem einzigen Stamm, der sich dann weiter teilt und unter den so entstehenden Ästen die drei charakteristischen Hauptäste zeigt, die den drei Nerven des *Carabus* entsprechen. Von der Blanchardschen Darstellung der prothoracalen Nerven von *Melolontha vulgaris* weichen übrigens die Angaben Straus-Dürkheims insofern etwas ab, als er neben dem einen gemeinsamen Truncus noch einen sehr zarten Nerven erwähnt, der der Vorderseite des Ganglions entspringt und die Retractoren des Kopfes innerviert.

Wenden wir uns nun zu *Dytiscus*, so bemerken wir eine starke Annäherung an den Carabidentyp, nur ist die Zahl der Nerven hier noch größer. Es würde mittels der Angaben Blanchards über das Innervationsgebiet der drei Hauptnerven bei *Carabus* und *Melolontha* möglich sein, dieselben auch bei *Dytiscus* wiederzufinden. Dieser Autor gibt übrigens auch dem *Dytiscus* nur drei Nervenpaare. Auch in dem weiteren Verlauf der Nerven würden sich wohl viele Vergleichspunkte zwischen *Dytiscus* und den beiden oben genannten Käfern ergeben. Da aber die diesbezüglichen Angaben Blanchards zu allgemein und nicht speziell genug gehalten sind, da ferner Situsbilder fehlen und nur auf eine Ebene projizierte Abbildungen des Gesamtnervensystems vorhanden sind, so würde ein solcher Vergleich nur auf Grund der vorliegenden Arbeiten, ohne Nachprüfung an den Objekten, einen fragwürdigen Wert besitzen. Daher verzichte ich auf den Vergleich der feineren Verzweigungen der Nerven nicht nur des Prothorax, sondern auch des Mesothorax und Metathorax und Abdomens mit andern Käfern. Statt dessen habe ich mich bei der Einteilung und Benennung der Nerven der drei Thoraxsegmente des *Dytiscus* von der Absicht leiten lassen, die Nerven dieser drei Segmente miteinander zu vergleichen. Von diesem Gesichtspunkt aus ergeben sich die folgenden sechs Nervenpaare des Prothorax.

1. Der Brustnerv des Prothorax (N. sternalis prothoracis).
(Fig. II und VIII *nstI.*)

Dieser kleine, schwache Nerv entspringt an der Vorderseite des Ganglions etwas unterhalb und hinter den Längscommissuren. Er innerviert mit mehreren Ästen das Sternum und verzweigt sich hier zwischen den Drüsenmassen, die das ganze Sternum erfüllen. Dabei schmiegen sich alle seine zarten Äste der Hinterwand desselben an und erstrecken sich nach hinten bis an die Spitze des Sternums. Nur der erste, relativ starke Ast, der fast unmittelbar nach dem Austritt des Nerven aus dem Ganglion an seiner Innenseite entspringt, zieht direkt nach vorn und verzweigt sich in diesen vorderen Teilen des Sternums.

2. Der vordere Hüftnerv des Prothorax (N. coxalis anterior prothoracis) *ncaI.*

Er entspringt vor der Mitte des Ganglions am Seitenrande der Dorsalfläche desselben und zieht in recht beträchtlicher Stärke im vorderen Abschnitt des Prothorax, der Vorderseite der hier gelegenen Muskeln (Extensores coxae *a*, *b*, *c* [*ecIa*, *b*, *c*] und Extensor trochanteris [*etrI*]) aufliegend, schräg nach oben und seitwärts, wobei er in seinem Verlaufe sehr platt gedrückt, bandartig erscheint, sich spaltet und bald darauf wieder zusammenfließt. Im oberen, seitlichen Winkel des Prothorax angelangt, tritt der Nerv zwischen dem Rückenschild und der Chitindecke, an der der Kopf des Extensor trochanteris (*etrI*) ansetzt, hindurch und zieht an der Außenseite dieser Chitinfalte nach hinten, sich allmählich verästelnd.

Die Äste, die von dem vorderen Hüftnerv abgegeben werden, lassen sich leicht in solche scheiden, welche die Drüsen des Prothorax innervieren, und solche, die die Muskeln versorgen. Wie Meso- und Metathoracalganglion den Elytren- und Flügelnerv als Besonderheit aufweisen, so sind die Drüsenäste des vorderen Hüftnerven im Prothorax eine Erscheinung, die bei den folgenden Ganglien kein

Analogon finden. Bevor ich mich der Einzelbeschreibung dieser Äste zuwende, will ich noch einige Worte über die Drüsen des Prothorax sagen. Diese sondern den bekannten weißen, milchartigen Saft ab, wenn der Käfer berührt oder auf eine andre Weise gereizt wird. Produziert wird dieser Saft im ganzen Prothorax überall da, wo zwischen den Muskeln und der Chitindecke des Brustringes Lücken bleiben. Erwähnt wurden schon die Drüsenteile, die das Sternum erfüllen. Von hier erstrecken sie sich am Vorderrande des Segments jederseits in die Höhe bis an den Rückenschild, wo sie alle Spalten ausfüllen, u. a. den Raum zwischen Rückenschild und der Chitindecke, an der der Extensor trochanteris ansetzt. Die Hauptmasse der Drüsen lagert aber quer unter dem Vorderrande des Rückenschildes, und hier liegt auch jederseits ein großer Drüsensack, in dem das Secret der Drüsen aufgespeichert wird, mit dem sie oft ganz prall angefüllt sind. Es gelingt ganz leicht, diese Säcke sichtbar zu machen, wenn man mit einem scharfen Messer den Vorderrand des Rückenschildes vorsichtig parallel der Oberfläche abschneidet. Sie quellen dann, zumal wenn sie gefüllt sind, unverkennbar zwischen dem umgebenden Drüsengewebe hervor. Der Drüsensack besitzt auch einen Ausführungsgang an dem vorderen umgeschlagenen Rand des Rückenschildes und erstreckt sich längs des vorderen Randes desselben. Übrigens scheint dieser Drüsensack bislang noch völlig unbekannt gewesen zu sein, da ich ihn nirgends in der Literatur erwähnt fand.

Den ersten zarten Drüsennervenast β sehen wir fast noch aus der Ursprungsstelle des Nerven im unteren Winkel desselben mit dem Ganglion entspringen. Er innerviert die Drüsen im Bereich des unteren Teiles der seitlichen Fortsätze des Sternums. Die übrigen Drüsennervenäste entspringen alle an der Gegenseite des Truncus und ziehen über die Extensores coxae hinweg nach oben zu den Drüsen am oberen Vorderrande des Prothorax. Der erste und stärkste dieser Nervenäste γ entspringt ziemlich nahe der Wurzel des Truncus und innerviert die medianen Teile der Drüsen, indem er unverzweigt über den Extensor coxae a bis an den Rückenschild zieht und sich dann erst in zwei Äste spaltet, von denen der äußere vorzugsweise an den Drüsensack heranzutreten scheint, während der innere die mittelsten Partien der Drüsen innerviert. Der bedeutend zartere Ast δ entspringt entweder direkt aus dem Truncus (linke Seite der Fig. IV) dicht hinter dem vorigen Ast γ, oder aber als Nebenast des letzteren (rechte Seite der Figur). Er zieht ziemlich parallel dem Truncus und innerviert die Haut, die den Prothorax mit dem Kopf verbindet. Ein dritter kräftiger Ast ε innerviert mit mehreren Zweigen die seitlichen Teile der Drüsen des Oberrandes und den Drüsensack. Übrigens schwankt

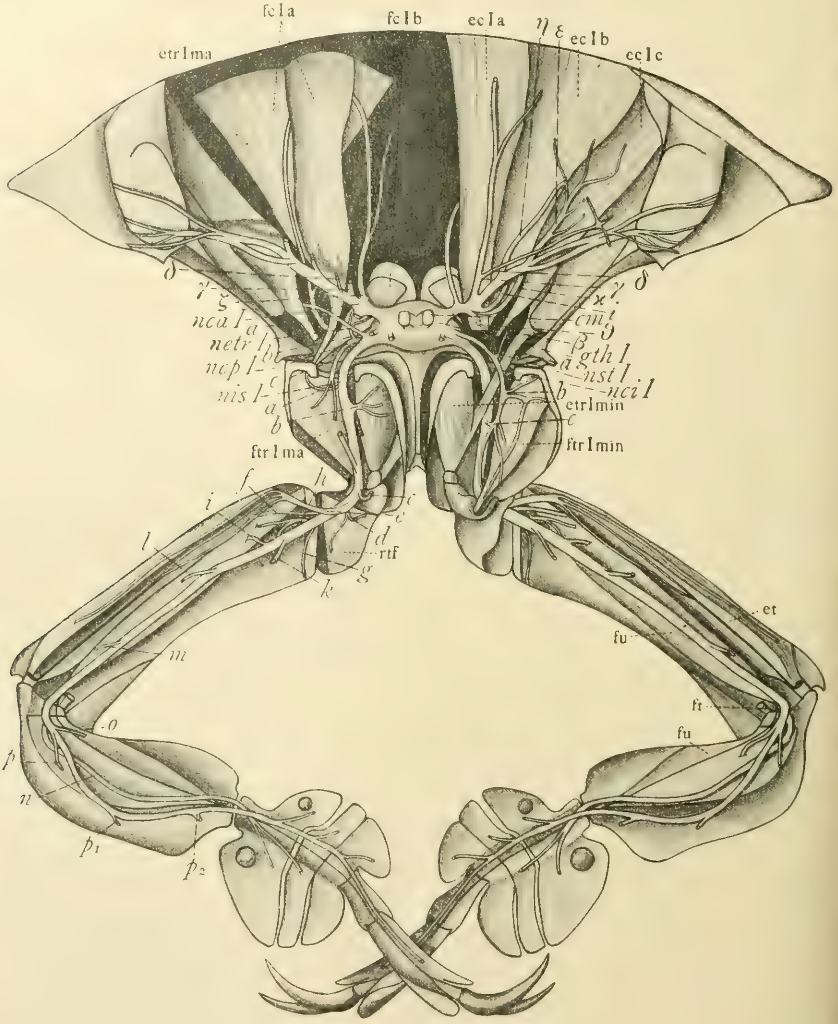

fc l a
fc l b
ec l a
η
ε
ec l b
ec l c
etr l ma
δ
γ
ζ
nca l
a
netr l
b
ncp l
c
nis l
a
b
ftr l ma
δ
γ
ϰ
ι
cm
ϑ
β
gth l
a
nst l
b
nci l
etr l min
c
ftr l min
f
h
i
c
e
d
rtf
l
g
k
et
fu
m
ft
o
fu
p
n
p₁
p₂

Fig. IV.

Prothorax von vorn geöffnet (Querschnitt). Auf der linken Seite der Figur sind die Musculi extensores coxae weggenommen. Die Figur zeigt das Ganglion des Prothorax und den Verlauf der Nerven, die diesem entspringen.

Ursprung und Stärke aller dieser Drüsennerven ziemlich stark und kann selbst bei demselben Tiere auf beiden Seiten verschieden sein, wie der Ast δ zeigt.

Der erste motorische Muskelnerv ζ des vorderen Hüftnerven entspringt noch vor dem ersten der oberen Drüsenäste γ an der Hinterseite des Truncus. Er läuft an der Innenseite des Extensor coxae *a* (*ecIa*) entlang nach hinten, gibt nach einem Drittel seines Verlaufs einen sehr zarten Ast an diesen Muskel ab und dringt dann zwischen Flexor coxae *a* (*fcIa*) und Rotator prothoracis (*rtp*) ein. Hier teilt er sich in zwei bis drei Äste, von denen der erste den Rotator prothoracis innerviert. Der zweite schlägt sich nach hinten um den Rotator um und verzweigt sich auf dem mittleren Hinterrande des Prothorax. Der dritte Ast endlich läuft schräg nach hinten und erreicht so die Drüsen des seitlichen Hinterrandes. Ein andrer Ast η entspringt dem Truncus zwischen den Drüsenästen δ und ε an der Hinterseite, dringt zwischen den Extensores coxae *b* und *c* (*ecI b* und *c*) ein, gabelt sich hier und innerviert den Extensor coxae *c* (*ecIc*) an dessen Innenseite, die dem Extensor coxae *b* (*ecIb*) anliegt, dabei sehr weit kopfwärts gehend.

Die übrigen drei Äste des Truncus, die Muskeln innervieren, entspringen aus einer Wurzel gegenüber dem Ast γ. Der erste von ihnen ϑ zieht als äußerst kräftiger Ast nach vorn und innerviert den Levator capitis verticalis (*lv*), an seiner Hinterseite eindringend. Dieser Muskel ist somit der einzige Beweger des Kopfes, der nicht von den beiden Jugularnerven, sondern vom Ganglion prothoracis innerviert wird. Einige seitliche Zweige des Nerven ϑ verlieren sich unter den Drüsenmassen, die den oberen Teil des Sternums erfüllen.

Die beiden andern Äste ι und $\varkappa$ ziehen hinter dem Truncus hindurch nach oben. Der eine ($\varkappa$) innerviert wie Ast η den Extensor coxae c, jedoch den unteren, ventral gelegenen Teil desselben, wo er sich am hinteren inneren Rand in zwei Äste spaltet, die sich auf dem Muskel verteilen.

Der letzte Ast (ι) des vorderen Hüftnerven endlich gabelt sich an der hinteren Kante des Extensor coxae *b* in zwei Äste, von denen der dünnere diesen Muskel innerviert. Der dickere Ast kommt zwischen den beiden Extensores coxae *a* und *b* an der Vorderseite wieder hervor und innerviert den Extensor coxae *a*, erst ganz oben ins Innere des Muskels tretend.

3. Der hintere Hüftnerv des Prothorax (N. coxalis posterior prothoracis) *ncpI*.

Dieser Nerv entspringt am weitesten hinten, ziemlich in der Höhe der seitlichen Mittellinie des Ganglions. An ihm lassen sich drei Äste unterscheiden, die sich vom Truncus fast gleichzeitig kurz nach Verlassen des Ganglions abspalten. Der erste von ihnen (*a*) zieht hinter dem Flexor coxae *b* (*fcIb*) durch, läuft an der Sehne des Flexor coxae *a* (*fcIa*) hinauf und innerviert mit zwei Ästen den Flexor coxae *a*. Den zweiten Ast (*b*) entsendet der hintere Hüftnerv an die Vorderseite des Flexor coxae *b*. Der dritte Ast (*c*) endlich zieht zur Coxa, dringt in dieselbe ganz nahe an ihrem Hinterende ein und innerviert die Flexores trochanteris maior und minor (*ftr ma* und *min*).

4. Der untere Hüftnerv des Prothorax (N. coxalis inferior prothoracis) *nciI.*

Er entspringt ungefähr in der Mitte der Seitenfläche des Ganglions zwischen dem vorderen Hüftnerv (*ncaI*), dem Brustnerv (*nstI*) und dem später zu beschreibenden Beinnerv (*nisI*) und tritt vor der Sehne des Extensor trochanteris maior (*etrI*) in die Coxa ein, an deren Ende er mit dem Beinnerven verschmilzt. In seinem freien Verlaufe gibt er mehrere Äste ab, den ersten (*a*) vor Eintritt in die Coxa, der in das Gelenkstück zieht, an dem die Extensores coxae *a* und *b* ansetzen. Gleichfalls an der Außenseite entspringen innerhalb der Hüfte zwei weitere Äste aus einer Wurzel (*b*); beide treten an den Flexor trochanteris minor heran. Der untere, kräftigere Ast biegt auf der Mitte des Muskels im rechten Winkel scharf nach unten um und verläuft direkt zur Sehne des Flexor trochanteris minor (*ftr min*), wo er sich verliert. Dieser Ast ist eigenartig elastisch und glänzt wie ein Chitinfaden. Ein ähnlicher, aber weit zarterer Ast entspringt etwa in der Mitte der Hüfte und läuft zur Sehne desselben Muskels. In gleicher Höhe, aber an entgegengesetzter Seite entsendet der Nerv endlich noch einen Ast (*c*) an den Flexor trochanteris maior (*ftr ma*).

5. Der Nerv des Streckers des Schenkelringes des Prothorax (N. extensoris trochanteris prothoracis) *netrI.*

Dieser Nerv entspringt nicht dem Ganglion direkt, sondern als Nebenast des Beinnerven an dessen Außenseite, gleich nach Verlassen des Ganglions. Er soll hier als selbständiger Nerv nur aus dem Grunde aufgeführt werden, weil der entsprechende Nerv des Meso- und Metathorax vom Beinnerven völlig getrennt dem Ganglion entspringt. Er zieht vor den Flexores coxae *a* und *b* hinweg und tritt an der Außenseite an den Extensor trochanteris maior heran.

6. Der Beinnerv des Prothorax (N. ischiadicus prothoracis) *nisI*.

Der Beinnerv entspringt zwischen dem unteren (*nciI*) und dem hinteren (*ncpI*) Hüftnerven, nur etwas weiter ventralwärts verschoben, dem Ganglion als starker Stamm und zieht im Bogen hinter der Sehne des Extensor trochanteris maior (*etrIma*) in die Hüfte, die er in geradem Zuge durchläuft. Er tritt dann außerhalb des chitinösen Trochantergelenkfortsatzes, der in die Coxa hineinragt und an dem die Sehne der Extensores trochanteris ansetzt, in den Trochanter ein, ihn an der Außenseite durchlaufend. Auch das Femur durchzieht er in geradem Zuge, immer der Innenseite einer großen Trachee angeschmiegt und verläßt es auch an der Innenseite. In der Tibia folgt er gleichfalls dem Laufe der Trachee und zieht von hier weiter in den Tarsen bis zu den Krallen.

Sofort nach dem Eintritt in die Hüfte entspringt an der Hinterseite des Beinnerven ein Ast (*a*), der an die Ansatzstelle der beiden Flexores coxae *a* und *b* herantritt. Kurz darauf entsendet der Beinnerv an seiner Innenseite einen kleinen Ast (*b*) an den Extensor trochanteris minor und nimmt dann vor seinem Austritt aus der Hüfte den unteren Hüftnerven (*nciI*) auf. Gleich hinter der Verschmelzungsstelle entspringt ein dem unteren Hüftnerven an Stärke gleichkommender Ast (*c*), so daß er fast als eine Fortsetzung desselben erscheint. Er verschwindet im Innern des Gelenkzapfens des Trochanters.

Kurz vor der Mitte des Trochanter entsendet der Beinnerv an der Hinterseite einen Ast (*d*) an den Musculus rotator.

In gleicher Höhe entspringt ein äußerst kräftiger Ast (*e*) am vorderen, inneren Rande des Beinnerven, zieht schräg über den Hauptstamm hinweg nach außen und macht dann einen sehr scharfen Knick, in dem er sich gleichzeitig in drei Äste spaltet. Der stärkste (beim Mesothorax in mehrere kleine gespalten) verläuft an der Vorderseite des Femur parallel dem Beinnerven, ständig an der Grenze zwischen Flexor (*ft*) und Extensor (*et*) tibiae sich haltend und innerviert den letzteren. Die beiden andern, bedeutend schwächeren, unter sich gleichen Äste verlaufen tiefer, der Außenseite der großen Trachee angeschmiegt und verschmelzen etwa in mittlerer Höhe des Femur miteinander. Von hier ab nehmen sie einen immer stärker sich ausprägenden, chitinösen Charakter an, der sich gegen das distale Ende des Femur auch in brauner Färbung äußert. Dieser chitinöse Faden biegt an seinem Ende rechtwinkelig um und endet in einem keulenförmigen, gebogenen Knopf, der sich um die Sehne des Extensor tibiae legt. Die Bedeutung dieses Apparates ist nicht ersichtlich, und behalte ich mir eine spezielle Untersuchung desselben vor.

Unmittelbar vor oder eben nach dem Eintritt des Beinnerven in das Femur entspringt an der Außenseite ein nicht ganz so starker Ast (*f*) wie der vorige. Er läuft an der Innenseite des Extensor tibiae entlang und innerviert mit zwei gleichstarken Ästen die beiden Muskelfahnen desselben.

Etwa in gleicher Höhe entspringen ferner an der Hinterseite dem Truncus zwei Äste aus gemeinsamer Wurzel, von denen der eine (*g*) die Borstenbüschel am Innenrande des Femur, der andre (*h*) den femoralen Teil des Flexors der Krallen (*fn*) innerviert. Speziell ein Ast des letzteren läuft direkt am Innenrande dieses Muskels schräg nach hinten bis zur Sehne desselben. In erster Linie wird die Innervierung dieses Beugers der Krallen durch einen kräftigen Ast (*i*) besorgt, der etwas weiter distalwärts der hinteren Außenseite des Truncus entspringt und direkt in den Muskel eindringt.

Der Flexor tibiae wird von zwei Ästen innerviert. Der erste (*k*) von ihnen entspringt dem Beinnerven im oberen Teil des Femur und innerviert dementsprechend die obere Kopfpartie desselben. Der zweite Ast (*l*) zieht wie der vorige schräg nach außen und verzweigt sich mit zwei Ästen auf dem äußeren Teile des Flexor tibiae. Ein dritter, sehr zarter Ast (*m*), ließ sich zuweilen für den unteren Teil des Muskels feststellen.

Sofort nach dem Eintritt in die Tibia gibt der Truncus einen äußerst kräftigen Ast (*n*) an seiner Hinterseite ab. Während der Beinnerv selbst an der Vorderseite der Trachee verläuft, zieht der Ast (*n*) an der entgegengesetzten Seite derselben entlang, ohne sich zu verzweigen. Etwas weiter distalwärts nach seinem Eintritt in die Tibia entsendet der Beinnerv gleichzeitig nach hinten einen Ast (*o*) an den Flexor unguium und nach vorn einen Ast (*p*) an den Flexor tarsalis, welch letzterer außerdem noch von dem Hauptstamm durch ein zartes Ästchen (p_1) in der Mitte der Tibia und einen kräftigeren (p_2) nahe dem distalen Ende der Tibia innerviert wird.

Beinnerv und Nebenast (*n*) kreuzen sich beim Verlassen der Tibia, wobei es zu einer innigen Berührung an der Kreuzungsstelle kommt. Der Nebenast tritt hinter dem Beinnerven hindurch nach außen, innerviert mit einem relativ starken Zweige die Außenseite des ersten Tarsalgliedes und ebenso des zweiten. Der Truncus hingegen verläuft innerhalb der Mittellinie der Tarsen, die durch die Sehne des Flexor unguium markiert wird, gibt je einen Ast an die Innenseite der drei ersten, beim ♂ erweiterten Tarsenglieder ab und läßt sich als feiner Strang bis zu den Krallen verfolgen.

Das Ganglion mesothoracis.

(Fig. V, VI und VIII *gthII.*)

Das Mesothoracalganglion liegt direkt vor den Episternalapophysen des Mesothorax. Es hat eine etwas gedrungenere Gestalt als das Prothoracalganglion, so daß es, von der Seite gesehen, beinahe kugelig erscheint. Im übrigen stimmt es in den Grundzügen seiner Form mit dem Ganglion des Prothorax überein, auf das ich hiermit verweise. Der Ursprung der mesothoracalen Nerven läßt sich am besten in Seitenansicht, also auf dem Längsschnitt des Körpers erkennen, ihr Verlauf dagegen besser auf dem Querschnitt verfolgen. Blanchard unterscheidet nur drei Nervenpaare des Ganglions des Mesothorax, den Flügelnerv, den Beinnerv und einen mittleren Nerv, der die seitlichen und mittleren Muskeln des Thorax innerviert. Wie beim Prothorax, so folge ich auch hier aus den früher erörterten Gründen dieser Einteilung nicht und wende mich daher sofort den Verhältnissen zu, die ich bei *Dytiscus* gefunden habe. Zu den sechs Nervenpaaren, die denen des Prothorax entsprechen, kommt noch der Elytrennerv hinzu. Bevor wir uns jedoch den Nerven des Ganglions zuwenden, müssen wir noch einen Nerven besprechen, der der Commissur entspringt, die das Ganglion des Mesothorax mit dem des Prothorax verbindet. Es ist dies:

Der zweite Commissuralnerv (N. commissuralis secundus) *ncmII.*

Wir haben schon zu Beginn dieses Abschnittes die Nerven des Thorax, den Namen und die wesentlichen Punkte des Innervationsgebietes der Commissuralnerven behandelt und gesehen, daß der zweite Jugularnerv auch als erster Commissuralnerv betrachtet werden kann. Aus diesem Grunde bezeichnen wir den Nerven, der den Commissuren zwischen Pro- und Metathoracalganglion entspringt, als zweiten Commissuralnerven. Etwas hinter der Mitte der Längscommissur entspringend, entsendet er einen Ast, der der Commissur parallel läuft bis dicht vor das Ganglion und hier wieder mit der Commissur oder auch mit dem Ganglion selbst direkt neben der Ursprungsstelle der Commissuren verschmilzt, nachdem er seinerseits unmittelbar vorher einen zarten Ast im fast rechten Winkel zum Elytrennerv geschickt hat, mit dem dieser verschmilzt. Der Commissuralnerv innerviert ferner mit kräftigen Ästen den Retractor prothoracis (*rtrp*) an seiner Innenseite. Einen besonderen Verlauf nimmt der vorderste Ast, insofern er dicht hinter der Episternalapophyse des Prothorax quer über den Retractor prothoracis zieht und an dessen oberer Kante nach außen umbiegt. Er konnte jedoch nicht weiter verfolgt werden.

Der Elytrennerv (N. elytri) *nel.*

Dieser äußerst kräftige Nerv entspringt am oberen Vorderrande des Ganglions und zieht schräg nach oben über den Flexor coxae *a* (*fcIIa*), weiter den Extensor trochanteris *c* (*etrIIc*) und den Levator elytri (*le*) zu den Elytren. Unter dem Retractor prothoracis (*rtrp*) durchziehend, entsendet der Nerv nach Aufnahme eines Ästchens des Commissuralnerven einen zarten Ast (*a*), der zwischen Retractor prothoracis und Flexor coxae *a* in die Höhe zieht. Er spaltet sich dabei in zwei Äste, die den Musculus mesonoti superior (*mss*) und inferior (*msi*) innervieren.

Der Elytrennerv selbst zieht in stark abgeplatteter Form in etwas gebogenem Laufe zur Elytre. Kurz bevor er den Levator elytri (*le*) erreicht, teilt er sich in drei Hauptäste *b*, *c* und *d*, von denen der vorderste (*b*) in den Außenrand der Elytre eintritt, denselben in geradem Zuge durchlaufend. Der zweite Hauptast (*c*) entsendet kurz nach seiner Abzweigung vom Truncus ein kleines Ästchen, das mit dem ersten Hauptast (*b*) kurz vor dessen Eintritt in die Elytre verschmilzt. Er tritt dann mehr medianwärts in die Elytre ein und läuft im Bogen von der Basis der Elytre hinüber zur ersten Flügelrippe des Weibchens oder dem entsprechenden Teile des Männchens, ebenfalls bis zur Flügelspitze ziehend. Der dritte Hauptast (*d*) endlich durchsetzt mit drei Ästen das Elytrengelenk und tritt von unten durch eine Öffnung in die Elytre ein, von wo dann je ein Ast in der Rippe 4, 7 und 12 (innerste) des Weibchens entlang läuft. Der innerste Ast ist bedeutend schwächer als die beiden andern, von denen der äußere nach Durchlaufen von einem Viertel bis einem Drittel der Elytre noch einen kräftigen Nebenast an die Rippe 2 abgibt. Nicht unerwähnt soll bleiben, daß die Dreiteilung des Flügelnerven nach Blanchard für alle Käfer charakteristisch ist. Die drei Äste begeben sich in die drei Hauptadern des Flügels.

Ich komme jetzt zur Besprechung der übrigen Nerven des Mesothorax, die den sechs Nervenpaaren des Prothorax entsprechen.

1. Der Brustnerv des Mesothorax (N. sternalis mesothoracis).

(Fig. V und VI *nstII.*)

Er entspringt jederseits der Unterseite des Ganglions und verästelt sich im Mesosternum, das wie das Sternum des Prothorax ganz von Drüsen- und Fettgewebe erfüllt ist. Er gleicht also völlig dem Brustnerven des Prothorax.

2. Der vordere Hüftnerv des Mesothorax (N. coxalis anterior mesothoracis. (Fig. V *ncaII.*)

Der Stamm dieses Nerven entspringt in der Höhe der seitlichen Mittellinie des Ganglions, etwas vor dessen Mitte. Er entsendet zunächst ventralwärts einen äußerst zarten Ast (*a*), dessen Bedeutung ich nicht erkennen konnte. Dann spaltet sich der Truncus sofort in zwei kräftige Äste. Der untere (*b*) zieht im Bogen über den Flexor coxae *a* weg und teilt sich dann in mehrere Äste, die die beiden Muskelfahnen des Flexor coxae *b* innervieren.

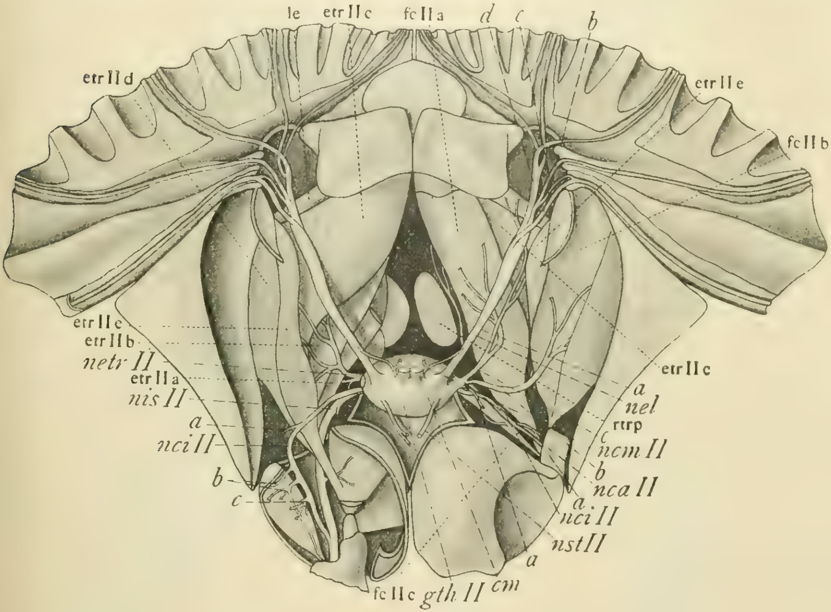

le
etr II c
fc II a
d
c
b
etr II d
etr II e
fc II b
etr II e
etr II b
netr II
etr II a
nis II
a
nci II
b
c
etr II c
a
nel
etrp
c
ncm II
b
nca II
a
nci II
nst II
a
fc II c
gth II
cm

Fig. V.

Mesothorax von vorn geöffnet (erster Querschnitt). Auf der linken Seite sind die Musculi flexores coxae weggenommen. Man sieht das Ganglion des Mesothorax, den Elytrennerv, den Brustnerv, den vorderen und unteren Hüftnerv und den Nerv des Musculus extensor trochanteris.

Der obere Ast des Hüftnerven (*c*) zieht schräg nach oben und gabelt sich auf dem Flexor coxae *a*. Der zartere obere Ast läuft unter dem Elytrennerv hindurch, ihn kreuzend, und innerviert den Levator elytri, nachdem er vorher noch ein Ästchen zwischen die Muskelköpfe *c* und *e* des Extensor trochanteris entsendet hat. Der stärkere

Ast tritt gleichfalls unter dem Elytrennerv hindurch und innerviert den Flexor coxae *a* an seiner Vorderseite.

3. Der hintere Hüftnerv des Mesothorax (N. coxalis posterior mesothoracis).

(Fig. VI *ncpII.*)

Der hintere Hüftnerv entspringt am oberen Hinterrande des Ganglions und teilt sich sofort in zwei Hauptäste. Der obere (*a*) ist der kräftigere und innerviert hauptsächlich die Extensores coxae. Er entsendet seinerseits gleich wieder einen kräftigen Ast (*ae*), der nacheinander den Extensor coxae *e* (*ecIIe*) und den Musculus furco-lateralis (*flII*) innerviert und schließlich noch einen zarten Faden zu der Stelle schickt, an der das Chitinband der Episternalapophyse sich mit dem Apodem mittels zarter Muskelfäden verbindet. Der obere Hauptast (*a*) des hinteren Hüftnerven zieht dann nach hinten zwischen dem Extensor coxae *e* und der Episternalapophyse durch und gewinnt so die Hinterseite der übrigen Extensores coxae. Nacheinander innerviert er dieselben mit seinen Ästen. Der Ast *aa* kommt an der Vorderseite zwischen Extensor coxae *a* und *c* wieder zum Vorschein und verzweigt sich hier auf dem Extensor coxae *a*. Ast *ac* innerviert den Extensor coxae *c*, Ast *ad* den Extensor coxae *d* und Ast *al* den Depressor elytrae (*de*). Ob ein weiterer zarter Ast (*x*) den Levator mesothoracis (*lm*) innerviert, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu sagen.

Der zweite Hauptast (*c*) des hinteren Hüftnerven ist mittels eines zarten Astes mit dem Nerven (*netrII*) verbunden, der den Extensor trochanteris innerviert. In gleicher Höhe entsendet er an der Gegenseite einen Ast (*b*) an den Extensor coxae *b*. Der Hauptast (*c*) selbst zieht weiter im Bogen zur Hüfte, quer über den Ast *a* des Hauptbeinnerven weg, dem er an der Kreuzungsstelle fest anliegt, und innerviert die tieferen Teile des Flexor trochanteris maior und minor.

4. Der untere Hüftnerv des Mesothorax (N. coxalis inferior mesothoracis).

(Fig. V *nciII.*)

Dieser Nerv entspringt etwa in der Mitte des Ganglions, der Ventralseite etwas genähert, und zieht im Bogen zur Hüfte, vorbei an der Sehne des Extensor trochanteris. An dieser Stelle gibt er einen kleinen Ast (*a*) in das Chitinstück ab, an dem die Sehnen der Flexores coxae ansetzen. Er entsendet ferner in der Hüfte die beiden Äste (*b*), die sich gerade so verhalten wie die des Prothorax. Ein dritter Ast (*c*)

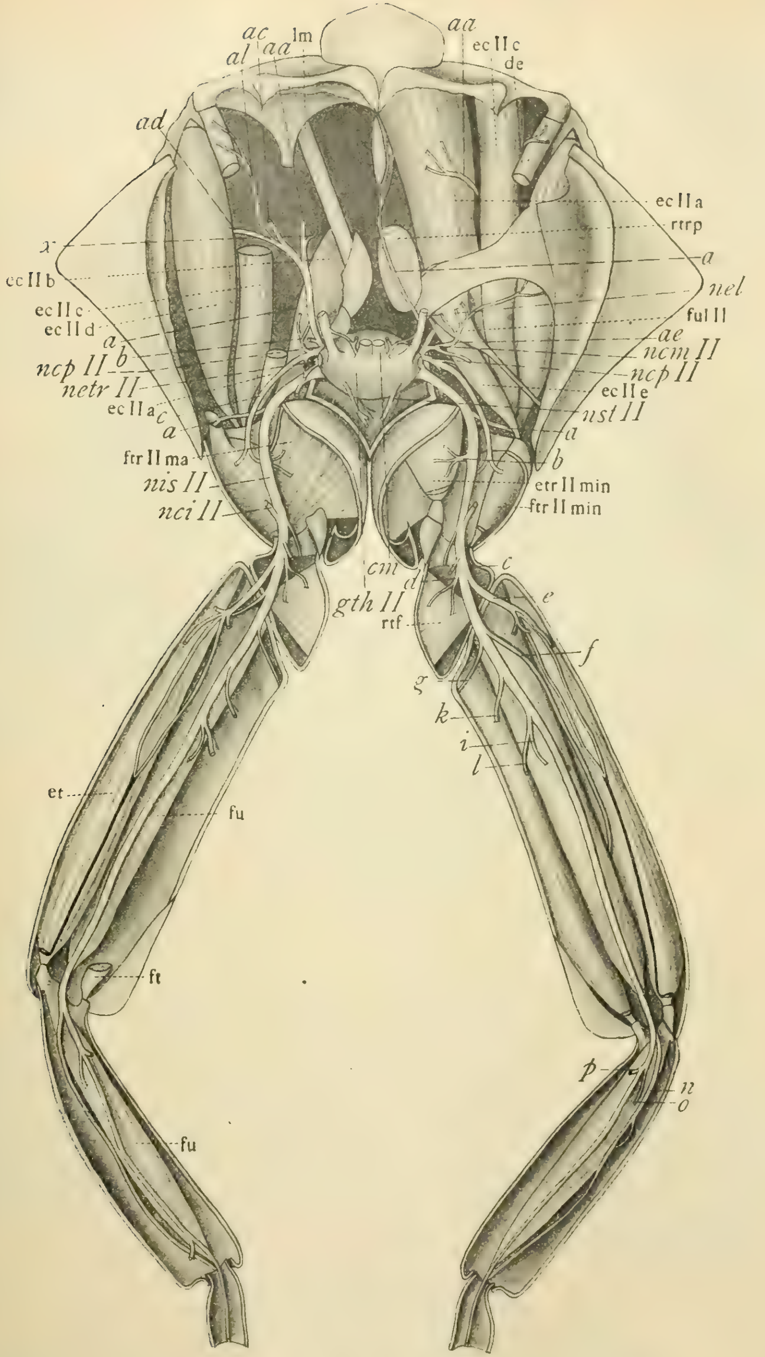

ac
al
aa
lm
aa
ec II c
de
ad
ec II a
rtrp
x
a
ec II b
nel
ful II
ec II c
ec II d
ae
a
ncm II
ncp II
b
ncp II
netr II
ec II e
ec II a
c
nst II
a
a
b
ftr II ma
etr II min
nis II
ftr II min
nci II
cm
c
d
e
gth II
rtf
f
g
k
i
l
et
fu
ft
p
n
o
fu

Fig. VI.

Mesothorax von vorn geöffnet (zweiter Querschnitt). Auf beiden Seiten sind die Musculi extensores trochanteris entfernt. Man sieht daher den Beinnerv und den hinteren Hüftnerv.

entspringt in der Mitte der Hüfte, die nächste Umgebung des Flexor trochanteris maior und minor innervierend. Im distalen Abschnitt der Hüfte verschmilzt der untere Hüftnerv dann wie im Prothorax mit dem Beinnerven.

5. Der Nerv des Streckers des Schenkelringes des Mesothorax (N. extensoris trochanteris mesothoracis) *netrII*.

Dieser Nerv entspringt, abweichend von dem entsprechenden Nerven des Prothorax, der als Nebenast des Beinnerven entspringt, dem Ganglion direkt, und zwar etwas hinter der Mitte des Ganglions zwischen der Wurzel vom unteren Hüftnerven (*nciII*) und Beinnerven (*nisII*). Kurz nach seinem Austritt aus dem Ganglion gibt der Nerv einen Ast ab, der von hinten an die Extensores trochanteris *a* und *d* herantritt und sie mit mehreren Ästen innerviert. Ein dünner Zweig desselben verbindet sich noch, wie oben erwähnt wurde, mit dem hinteren Hüftnerven (*ncpII*). Der Hauptstrang des Nerven verbreitet sich auf der Vorderseite des Extensor trochanteris. Er gibt zunächst einen Ast an den Extensor trochanteris *e* ab, der sich auf dessen Hinterseite mit zwei Ästchen verteilt. Ein weiterer Zweig innerviert den Extensor trochanteris *c*, an den auch von hinten ein Ästchen herantritt, und schließlich erreicht der Nerv auch noch den Extensor trochanteris *b*, in dessen Vorderseite er eindringt.

6. Der Beinnerv des Mesothorax (N. ischiadicus mesothoracis) *nisII*.

Der Beinnerv entspringt hinter dem Nerven des Extensor trochanteris (*netrII*) am unteren Hinterrande des Ganglions und zieht im Bogen hinter der Sehne des Extensor trochanteris zur Hüfte. An der Innenseite entsendet er sofort einen zarten Ast an den Flexor coxae *c*. Bis auf diesen Ast entspricht der Beinnerv des Mesothorax in seiner weiteren Verästelung völlig dem des Prothorax. Einzelne unwesentliche Unterschiede lassen sich leicht aus den Figuren ersehen, auf denen einander entsprechende Nervenäste die gleiche Bezeichnung führen. Aus diesen Gründen kann ich auf eine Beschreibung des mesothoracalen Beinnerven verzichten.

Das Ganglion metathoracis.

(Fig. VII—X *gthIII*.)

Das Ganglion des Metathorax ist mit dem des Mesothorax, wie schon erwähnt wurde, durch eine äußerst kurze Commissur verbunden und liegt daher direkt hinter der Episternalapophyse des Mesothorax, durch die es in seiner Lage fixiert wird. Daß diese Lage ganz am Vorderrande des Segments eine starke Verschiebung der Ursprungsstelle der Nerven nach hinten verursacht, haben wir auch schon gesehen. Die Dorsalseite des Ganglions erscheint im Verhältnis zur stark kugelig gewölbten Ventralseite ziemlich abgeflacht und steigt nach hinten ganz sanft in die Höhe. Die Ventralseite dagegen geht hinten in eine nur ganz wenig geneigte, fast senkrechte, Hinterfläche über. Auf diese Weise erscheint das Ganglion in seinem hinteren Teile etwas nach oben gezogen, wo es unmittelbar an das ihm gleichsam schräg angeklebte, erste Abdominalganglion stößt. Dem Metathoracalganglion entspringen außer den sechs typischen Nervenpaaren, die wir bei den beiden ersten Thoracalganglien schon gefunden haben, noch die beiden Nerven, die die Flügel innervieren. Blanchard gibt auch hier wieder die Zahl drei als Regel für die Anzahl der Nervenpaare des Metathorax an, die denen des Mesothorax völlig entsprechen sollen.

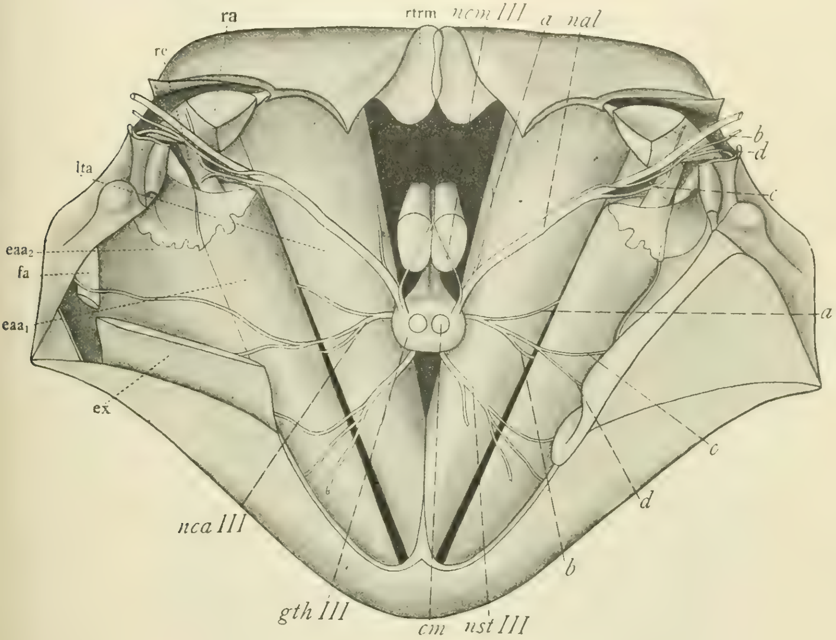


Fig. VII.

Metathorax von vorn geöffnet (Querschnitt). Zeigt das Ganglion des Metathorax, den dritten Commissuralnerv, den Flügelnerv, den Brustnerv und den vorderen Hüftnerv.

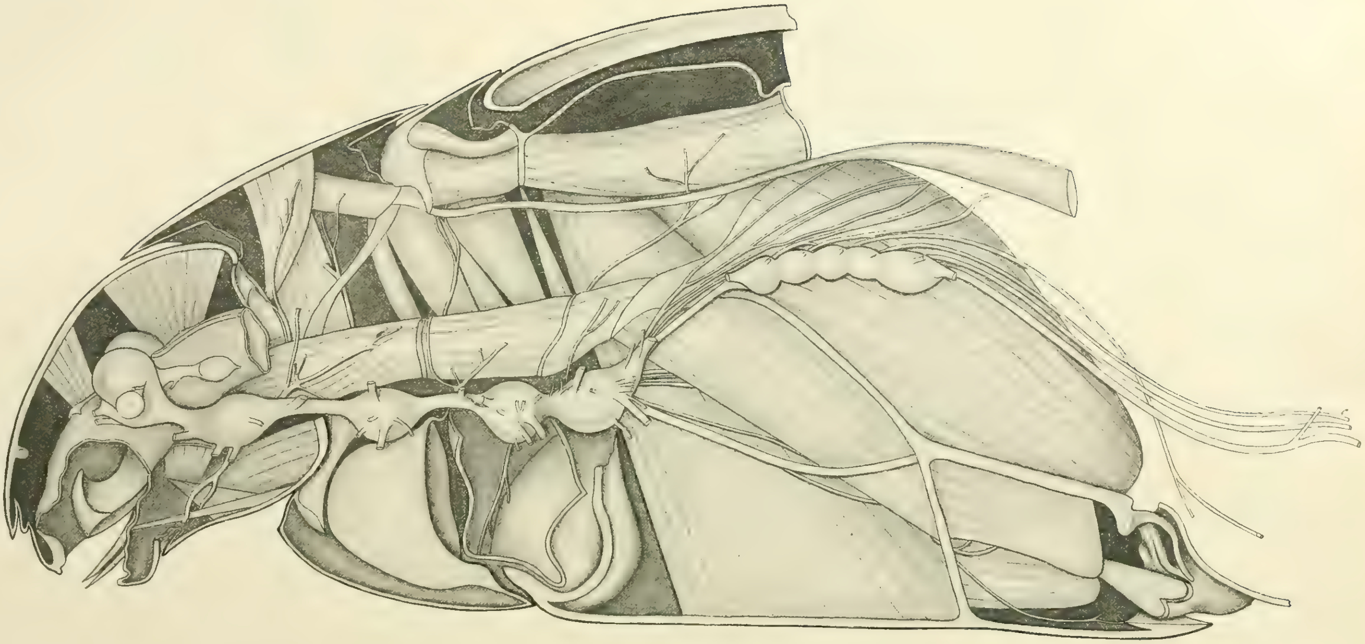


Fig. VIII *a*.

Kopf und Thorax von der Seite geöffnet (Medianschnitt oder erster Sagittalschnitt). Zeigt die gesamte Ganglienkette, den vorderen Teil des sympathischen Nervensystems, den Ursprung sämtlicher Nerven, darunter die drei Commissuralnerven.

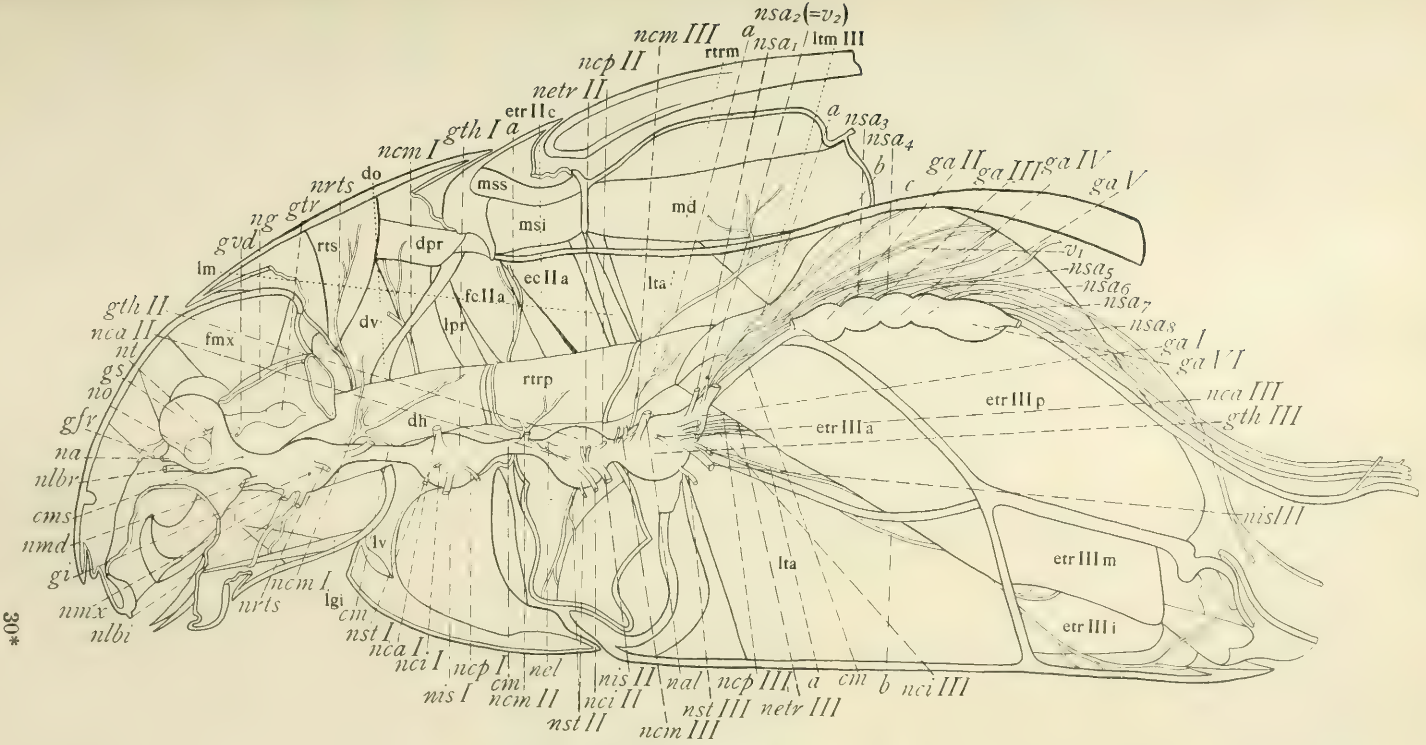

nsa₂(=v₂)
ncm III
a
nsa₁
ltm III
rtrm
ncp II
netr II
etr II c
a
nsa₃
nsa₄
gth I a
ncm I
do
nrts
ng
gtr
gvd
lm
mss
msi
md
dpr
rts
b
c
ga II
ga III
ga IV
ga V
v₁
nsa₅
nsa₆
nsa₇
nsa₈
ga I
ga VI
nca III
gth III
ec II a
fc II a
lta
gth II
nca II
nt
gs
no
gfr
na
nlbr
cms
nmd
gi
nmx
nlbi
fmx
dv
lpr
rtrp
dh
etr III p
etr III a
nis III
lv
etr III m
etr III i
lta
ncm I
nrts
lgi
cm
nst I
nca I
nci I
ncp I
cm
nel
nis I
ncm II
nis II
nci II
nst II
nal
ncp III
nst III
ncm III
a
cm
netr III
b
nci III

Fig. VIII *b* (Erklärung auf S. 454).

Der dritte Commissuralnerv (N. commissuralis tertius) *ncmIII*.

Der Dorsalseite der kurzen Commissur zwischen Meso- und Metathoracalganglion entspringt gewöhnlich (Fig. VIII) der dritte Commissuralnerv in zwei getrennten Ästen, von denen der vordere sehr zart ist. Der hintere entsendet einen zarten Ast an den Flügelnerv, doch ist dieser wegen seiner Kürze nur schwer zu entdecken. Der Hauptast dagegen innerviert den Retractor mesothoracis (*rtrm*) an seiner Innenseite. Oft ist der ganze Commissuralnerv aber mit dem Flügelnerv verschmolzen (Fig. VII) und entspringt ihm kurz nach seinem Austritt aus dem Ganglion. Dann ist natürlich auch von dem mit dem Flügelnerven verschmelzenden Ästchen des Commissuralnerven nichts mehr zu sehen und dessen Identität nur dadurch erwiesen, daß er den Retractor mesothoracis innerviert.

Der Flügelnerv (Nervus alae).

(Fig. VII und VIII *nal.*)

Der einzige, dem Vorderrande des Ganglions entspringende Nerv ist der Flügelnerv. Er zieht von der Ventralseite des Ganglions jederseits im Bogen schräg nach oben über den Musculus lateralis anterior (*ltaIII*) und den Musculus relaxator alae (*ra*) hinweg zum Flügel. Sein Verlauf läßt sich am besten an einer Vorderansicht des Metathorax verfolgen. Der erste Ast (*a*) entspringt dem Flügelnerven, abgesehen von dem Commissuralnerven, der ja zuweilen als ein Ast des Flügelnerven erscheint, an der Hinterseite. Er läuft von hier an der Medianseite des Musculus lateralis anterior (*lta*) nach hinten hinauf und innerviert den Musculus medianus (*mdIII*) und den Musculus lateralis posterior (*ltpIII*) sowie den Musculus lateralis medius (*ltmIII*).

Ein andrer Ast (*b*) entspringt der Innenseite des Flügelnerven mitten auf dem Musculus lateralis anterior, der zunächst unmittelbar am Flügelnerv entlang läuft, dann über ihn weg tritt und seinem Laufe bis zum Eintritt in den Flügel folgt, wo ich ihn nicht weiter verfolgen konnte. Etwas später entsendet der Nerv an der Außenseite einen Ast (*c*), der sich bald gabelt. Mit dem unteren Ästchen innerviert er den Musculus relaxator extensoris (*re*), mit dem andern unter dem Flügelnerv durchtretend den Musculus relaxator alae (*ra*). In der Höhe dieser beiden Muskeln entsendet der Flügelnerv endlich noch einen Ast (*d*), der nach hinten zieht und durch ein Gelenkstück in die hinterste Partie des Flügels eintritt. Der Flügelnerv selbst dringt schließlich durch das Flügelgelenk in die dritte Flügelader, die Vena scapularis, ein und scheint hauptsächlich das Chordotonalorgan des Flügels zu innervieren, doch konnte ich die Verzweigungen in dem Flügel durch einfache Präparation nicht näher feststellen, und die Färbungsversuche an dem Flügelpaar eines einzigen, mir zur Verfügung stehenden Butterkäfers mißlangen leider. An andern Käfern aber hindert die Eigenfärbung des Chitins eine solche Untersuchung.

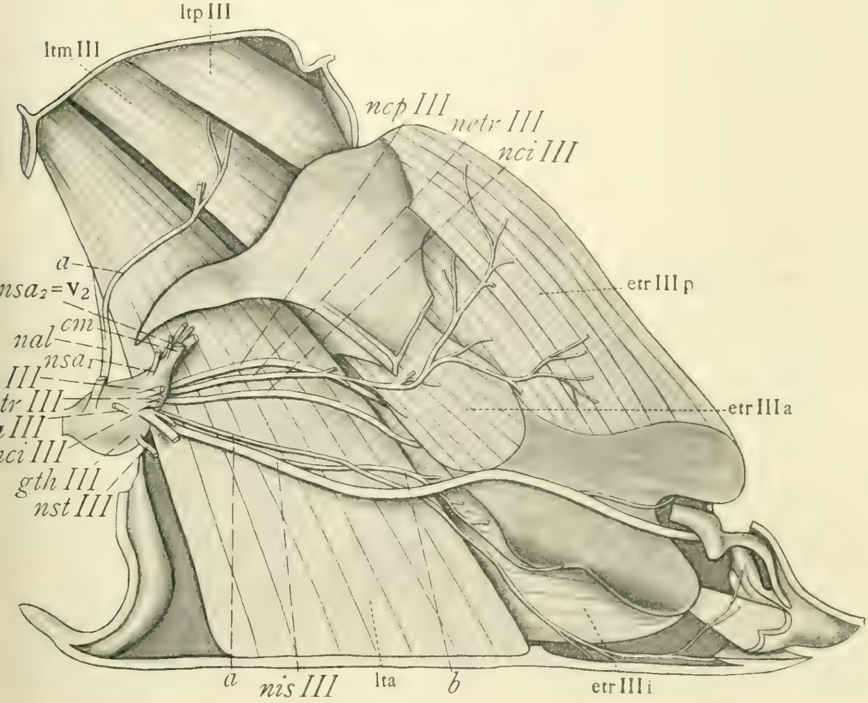

ltp III
ltm III
ncp III
netr III
nci III
a
nsa₂=v₂
cm
nal
nsa₁
III
tr III
III
ci III
gth III
nst III
etr III p
etr III a
a
nis III
lta
b
etr III i

Fig. IX.

Metathorax von der Seite geöffnet (zweiter Sagittalschnitt). Der Musculus extensor trochanteris ist teilweise entfernt. Dadurch ist der Nerv dieses Muskels und der Beinnerv freigelegt.

Es bleiben nun noch die übrigen Nerven des Metathorax, die den sechs der beiden andern Brustsegmente entsprechen.

1. Der Brustnerv des Metathorax (N. sternalis metathoracis).

(Fig. VII und X *nstIII.*)

Der metathoracale Brustnerv entspringt dem hinteren Bereich der Unterseite des Ganglions, seine Ursprungsstelle erscheint also im Verhältnis zu den Brustnerven der beiden ersten Thoraxsegmente stark nach hinten verschoben. Wir haben schon gesehen, daß diese

Verschiebung aus der Lage des Ganglions zum Segment abzuleiten ist und auch die übrigen Nerven in Mitleidenschaft zieht. Der Brustnerv des Metathorax zieht etwas nach vorn und schräg nach unten und außen über die Muskeln (Musculus lateralis anterior und Musculus extensor alae anterior) weg. Sein erster Ast entspringt an der Unterseite und innerviert den Musculus lateralis anterior. Im übrigen gabelt sich dann der Nerv in mehrere Äste und tritt direkt an die Hypodermis heran, wo er sich schließlich zwischen der Chitindecke und dem Musculus externsor alae anterior verliert.

2. Der vordere Hüftnerv des Mesothorax (N. alo-coxalis anterior metathoracis).

(Fig. VII und X *ncaIII.*)

Dieser Nerv entspringt in der Höhe der seitlichen Mittellinie des Ganglions etwas hinter der Mitte. Sein Ursprung läßt sich also nur auf dem Längsschnitte des Körpers erkennen, während zur Verfolgung seines Verlaufes sowohl Quer- wie Längsschnitte herangezogen werden müssen. Er zieht wie der Brustnerv zunächst etwas nach vorn und dann seitwärts quer über den Musculus lateralis anterior (*lta*) weg. Ein Ast (*a*) entspringt an der Oberseite des Nerven, dringt zwischen dem Musculus lateralis anterior und dem Musculus extensor alae anterior primus ein und läuft schräg nach oben und hinten. Auf dem Musculus extensor alae anterior secundus (eaa_2) teilt sich der Ast weiter. Der obere Zweig tritt an den Musculus relaxator alae (*ra*) und den Musculus relaxator extensoris (*re*) von hinten heran, biegt am Hinterrande des Musculus extensor alae anterior secundus nach außen um, entsendet dort einige zarte Ästchen an den Musculus extensor alae posterior (*eap*) und verschmilzt schließlich mit dem Aste (a_3) des hinteren Hüftnerven (*ncpIII*), der gleich darauf den Musculus flexor alae (*fa*) innerviert.

Der zweite Ast (*b*) des vorderen Hüftnerven entspringt kurz hinter dem ersten an der Gegenseite, biegt weiter unten gleichfalls zwischen dem Musculus lateralis anterior und dem Musculus extensor alae anterior primus ein und innerviert den Musculus extensor alae anterior secundus (eaa_2) an seiner Vorderseite. Schließlich gabelt sich der Hauptnerv nochmals. Der obere Ast (*c*) zieht über den Musculus extensor alae anterior und den Musculus flexor alae weg und verliert sich im Innern der Parapleuren, der untere (*d*) innerviert den Muskel, der das Episternum gegen das Sternum bewegt (Musculus expiratorius [*ex*]).

3. Der hintere Hüftnerv des Metathorax (N. alo-coxalis posterior metathoracis).

(Fig. X *ncpIII.*)

Die noch bleibenden Nerven des Metathoracalganglions entspringen alle dicht nebeneinander von dem Hinterrande desselben. Der oberste von ihnen ist der Nervus alo-coxalis posterior. Er wird wie der vorige Nerv als alo-coxalis bezeichnet, weil er die indirekten Flugmuskeln mit versorgt, die aus früheren Hüftmuskeln abzuleiten sind. Er zieht im Bogen an der Medianseite des Musculus lateralis anterior (*lta*) nach hinten, im ganzen parallel der Längsachse des Körpers. Sowie er den Hinterrand dieses Muskels erreicht hat, biegt er nach außen um und teilt sich in zwei Hauptäste. Der obere (*a*) entsendet seinerseits gleich nach seinem Abgange einen Ast an den Musculus furco-lateralis (*fulIII*) und zieht weiter quer über den Musculus lateralis medius (*ltmIII*) nach außen bis zur Sehne des Musculus coxo-dorsalis (*cdIII*), um die er sich nach außen umschlägt, dabei sich gleichzeitig in mehrere Äste spaltend. Der erste derselben (a_1) innerviert den Musculus extensor alae posterior (*eap*), sich mitten in ihm verzweigend. Der zweite (a_2) innerviert den Musculus coxo-dorsalis (*cdIII*) und der dritte (a_3) läuft von hinten nach vorn quer über die Innenseite des Musculus extensor alae posterior (*eap*), biegt dann nach außen und nimmt den Ast (*a*) des vorderen Hüftnerven auf, mit dem er den Musculus flexor alae (*fa*) innerviert.

Der zweite Hauptast (*b*) des hinteren Hüftnerven entsendet einen Ast an den Musculus flexor trochanteris lateralis (*ftrIII l*) und zieht dann weiter quer über den Musculus lateralis medius (*ltmIII*) zum Musculus flexor trochanteris posterior (*ftrIIIp*), auf dem er sich von der Mitte aus mit vielen Ästchen verzweigt.

4. Der untere Hüftnerv des Metathorax (N. coxalis inferior metathoracis).

(Fig. X *nciIII.*)

Dieser Nerv entspringt unterhalb des vorigen, von ihm getrennt durch den Nervus extensoris trochanteris (*netrIII*) und verläuft ihm zunächst im ganzen parallel. Dann biegt er an der hinteren Kante des Musculus lateralis anterior nach außen um, entsendet dort einen Ast (*b*), der elastisch ist und wie ein Chitinfaden glänzt, an den Musculus flexor trochanteris lateralis (*ftrIIIl*) und läuft an der oberen, medianen Kante dieses Muskels entlang zum Beine, wo er kurz vor Eintritt in den Trochanter mit dem Beinnerven verschmilzt. Auf der letzten

Strecke entsendet er noch einen äußerst kräftigen Ast (*c*) nach unten quer über den Musculus flexor trochanteris lateralis, der sich mitten auf diesem Muskel wieder gabelt. Der vordere Ast tritt direkt mit

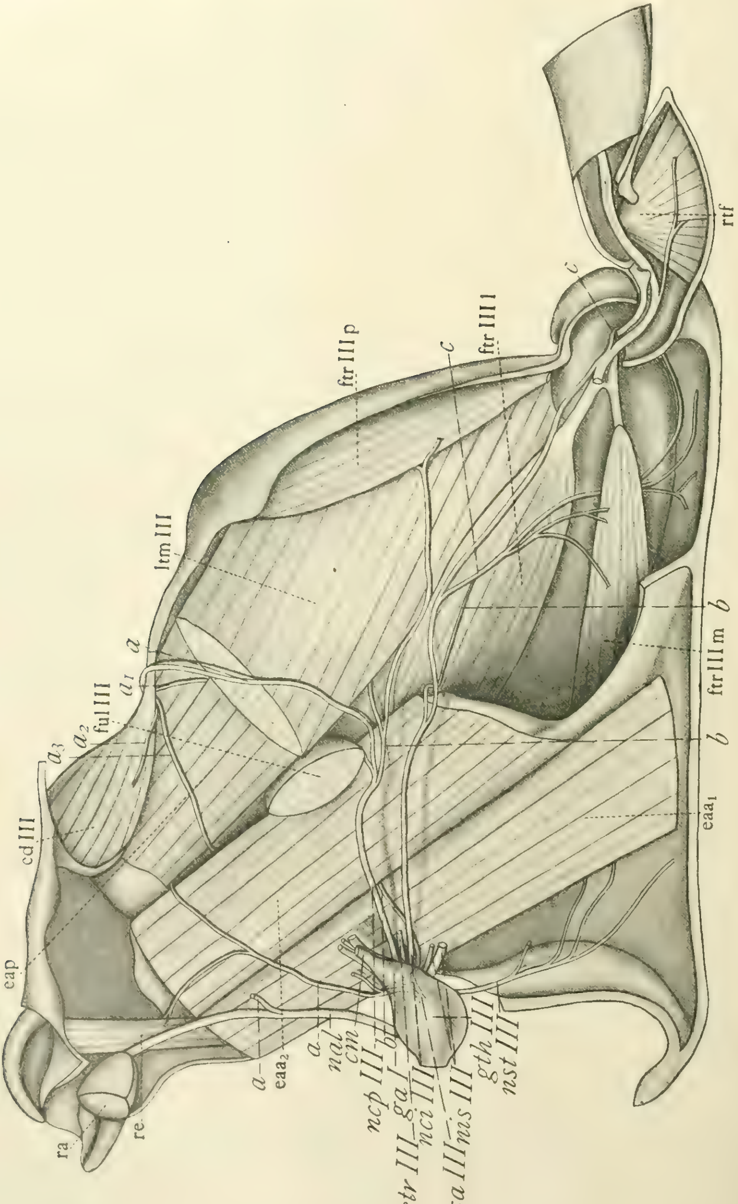

ra
re
eap
cd III
a_3
a_2
ful III
a_1
a
ltm III
ftr III p
c
ftr III l
c
rtf
b
ftr III m
b
eaa_1
a
eaa_2
a
nal
cm
b
ncp III
ga
netr III
nci III
nca III
nis III
gth III
nst III

Fig. X.

Metathorax von der Seite geöffnet (dritter Sagittalschnitt). Der Musculus extensor trochanteris ist völlig entfernt, ebenso der Musculus lateralis metathoracis und einige andre. Man sieht den vorderen, hinteren und unteren Hüftnerven.

mehreren Ästen an den Musculus flexor trochanteris medius (*ftrIIIm*) heran. Der hintere Hauptast dagegen zieht außerhalb dieses Muskels nach unten weiter und entsendet mehrere Ästchen an den unteren Rand der Hüfte, sowie einen Ast in die Gelenkhöhle des Trochanter.

5. Der Nerv des Streckers des Schenkelringes des Metathorax (N. extensoris trochanteris metathoracis).

(Fig. IX *netrIII.*)

Dieser Nerv entspringt direkt zwischen dem hinteren und unteren Hüftnerven, ist aber bedeutend schwächer als diese. Er dringt zwischen die einzelnen Köpfe des Musculus extensor trochanteris anterior (*etrIIIa*) ein und gibt an dieselben mehrere Äste ab. Mitten in diesem Muskelkomplex gabelt er sich in zwei gleich starke Äste, die in verschiedener Höhe den Musculus extensor trochanteris posterior (*etrIIIp*) erreichen. Sie treten zwischen den beiden Köpfen des Muskels, die an der medianen und lateralen Seite des hinteren, oberen Fortsatzes der chitinösen Sehnenplatte angreifen, in den Muskel ein und verzweigen sich auf beiden Köpfen.

6. Der Beinnerv des Metathorax (N. ischiadicus metathoracis).

(Fig. IX *nisIII.*)

Der Beinnerv ist der unterste und stärkste Nerv dieser ganzen Gruppe. Er zieht in gerader Linie etwas schräg nach unten an der medianen Seite des Musculus lateralis anterior (*lta*) hin und erreicht den Musculus extensor trochanteris anterior (*etrIIIa*), auf ihm eine mehr horizontale Richtung nehmend. Er läuft dann lateralwärts von der Metasternalapophyse zwischen dem Extensor trochanteris anterior, bzw. der Sehnenplatte desselben und dem Musculus extensor trochanteris medius weiter in geradem Zuge zum Trochanter. Auf diesem Wege entsendet der Beinnerv verschiedene Äste.

Der erste (*a*) entspringt ihm unmittelbar nach Verlassen des Ganglions an seiner oberen Seite und zieht dem Beinnerven ziemlich parallel weiter bis fast zum Hinterrande des Musculus lateralis anterior. Hier tritt er unter dem Beinnerven durch und erreicht an der medianen Seite des Musculus extensor trochanteris inferior (*etrIIIi*) die untere Grenze der Hüfte, gibt einige zarte Äste an die Hypodermis ab, verzweigt sich an der medianen Seite der Sehne der Extensores trochanteris und endigt schließlich in der Spitze der Hüfte.

Ein zweiter Ast (*b*) entspringt dem Beinnerven an der lateralen Seite und dringt zwischen dem Musculus lateralis anterior und dem

Musculus extensor trochanteris anterior ein. Er biegt dann hinter dem ersteren nach außen um und innerviert mit mehreren Ästen den Musculus extensor trochanteris inferior und medius. Einen sehr zarten Ast entsendet der Beinnerv noch auf der Sehnenplatte der Strecker des Trochanters, der zwischen ihren beiden hinteren Fortsätzen nach außen verschwindet. Kurz vor seinem Eintritt in den Trochanter nimmt der Beinnerv den unteren Hüftnerv auf und gibt gleich darauf einen Ast (Fig. X *c*) ab, der sich in dem Gelenkfortsatz des Trochanters verliert. In seinem weiteren Verlaufe bietet der Nerv keine bemerkenswerten Unterschiede, sondern gleicht völlig den Beinnerven des Prothorax und Mesothorax.

C. Abdomen.

(Fig. VIII und XI.)

Dem Ganglion des Metathorax ist das erste Abdominalganglion (*gaI*) äußerst genähert, so daß von den Commissuren nichts mehr zu sehen ist. In der lateralen Ansicht erscheinen beide Ganglien daher beinahe als eine zusammenhängende Ganglienmasse, von der Dorsalseite dagegen gewinnt man klar den Eindruck eines selbständigen abdominalen Ganglions, das dem Metathoracalganglion direkt angeklebt erscheint. Die abdominale Natur des Ganglions wäre aber damit noch nicht erwiesen, liegt es doch noch mitten im Metathorax. Von ihr kann man sich aber leicht überzeugen, wenn man das Innervationsgebiet der beiden Nervenpaare feststellt, die dem als erstes Abdominalganglion angesprochenen Ganglion entspringen. Diese innervieren nämlich in typischer, d. h. den Nerven der übrigen Abdominalganglien entsprechender Weise die beiden ersten, teilweise modifizierten Abdominalsegmente. Daraus ergibt sich weiter der Schluß, daß wir es bei dem ersten Abdominalganglion nicht mit einem einheitlichen Gebilde zu tun haben, sondern daß dasselbe aus der Verschmelzung der beiden Ganglien des ersten und zweiten Abdominalsegments hervorgegangen ist. Bei *Melolontha vulgaris* sind, wie zu Beginn dieser Arbeit schon erwähnt wurde, die Abdominalganglien völlig miteinander verschmolzen, und diese einheitliche Masse liegt direkt hinter dem Ganglion des Metathorax. Aber auch hier sind die beiden ersten Abdominalganglien nicht mit den übrigen verschmolzen, sondern wie bei *Dytiscus* mit dem Ganglion des Metathorax, und zwar in viel weitgehenderem Maße. Kenntlich ist diese abdominale Natur des letzten Teiles des metathoracalen Ganglions von *Melolontha* nach

Blanchard durch zwei dem Hinterrande desselben entspringende Nerven, die den zum Thorax gezogenen Abschnitt des Abdomens innervieren.

Die dem ersten Abdominalganglion hinten entspringenden Commissuren ziehen in der Mitte zwischen den Extensores trochanteris des dritten Beinpaares und zwischen den beiden Hälften der Metasternalapophyse, an denen jene ansetzen, in die Höhe und enden, sobald sie die nach hinten abfallende Dorsalseite der Strecker des Schenkelringes erreicht haben, in dem zweiten, abdominalen Ganglion (*gaII*). Dieses bildet mit den folgenden Ganglien eine kurze Kette über der mittleren Rinne, welche die beiden Extensores posteriores trochanteris voneinander trennt. Die vier ersten Ganglien (*gaII—V*) dieser Kette sind untereinander durch sehr kurze Commissuren verknüpft, das vierte (*gaV*) ist dagegen mit dem letzten (*gaVI*) schon eine weitgehende Verschmelzung eingegangen, so daß von den Commissuren nichts mehr zu erkennen ist und sich das vorletzte Ganglion rein äußerlich nur durch eine besonders ventral ausgeprägte, mehr oder minder deutliche Furche als selbständiges Ganglion erweist. Wie sich das fünfte Abdominalganglion durch das Innervationsgebiet des ihm entspringenden Nervenpaares als ein einziges, nicht durch Verschmelzung entstandenes Ganglion darstellt, so lehren die dem sechsten, letzten Ganglion entspringenden zwei Nervenpaare durch ihren Verlauf, daß dies Ganglion durch Verschmelzung der Ganglien des siebenten bis letzten Abdominalsegments entstanden ist. Sämtliche abdominale Nerven, d. h. auch die Nerven des ersten Abdominalganglions, strahlen nach allen Seiten über die Dorsalseite der Extensores trochanteris metathoracis aus. Je näher die Ganglien dem Innervationsgebiet der ihnen entspringenden Nerven liegen, desto früher spalten sich diese in mehrere Äste, je mehr sich aber das Innervationsgebiet von dem Nervencentrum entfernt, desto länger wird der unverzweigte Nervenstrang. Dies Verhalten bestätigt ein Blick auf Fig. XI. Die Abdominalnerven der ersten Abdominalganglien verzweigen sich schon früher oder später in der Höhe des Musculus extensor trochanteris metathoracis posterior, die Nerven des letzten Ganglions aber ziehen in mehr oder weniger gewundenem Laufe durch die Bauchhöhle zwischen den Eingeweiden hindurch und verzweigen sich erst kurz vor Erreichen der Segmente, die sie innervieren. Nach diesen allgemeinen Betrachtungen wollen wir den Verlauf der Nerven im folgenden einzeln feststellen.

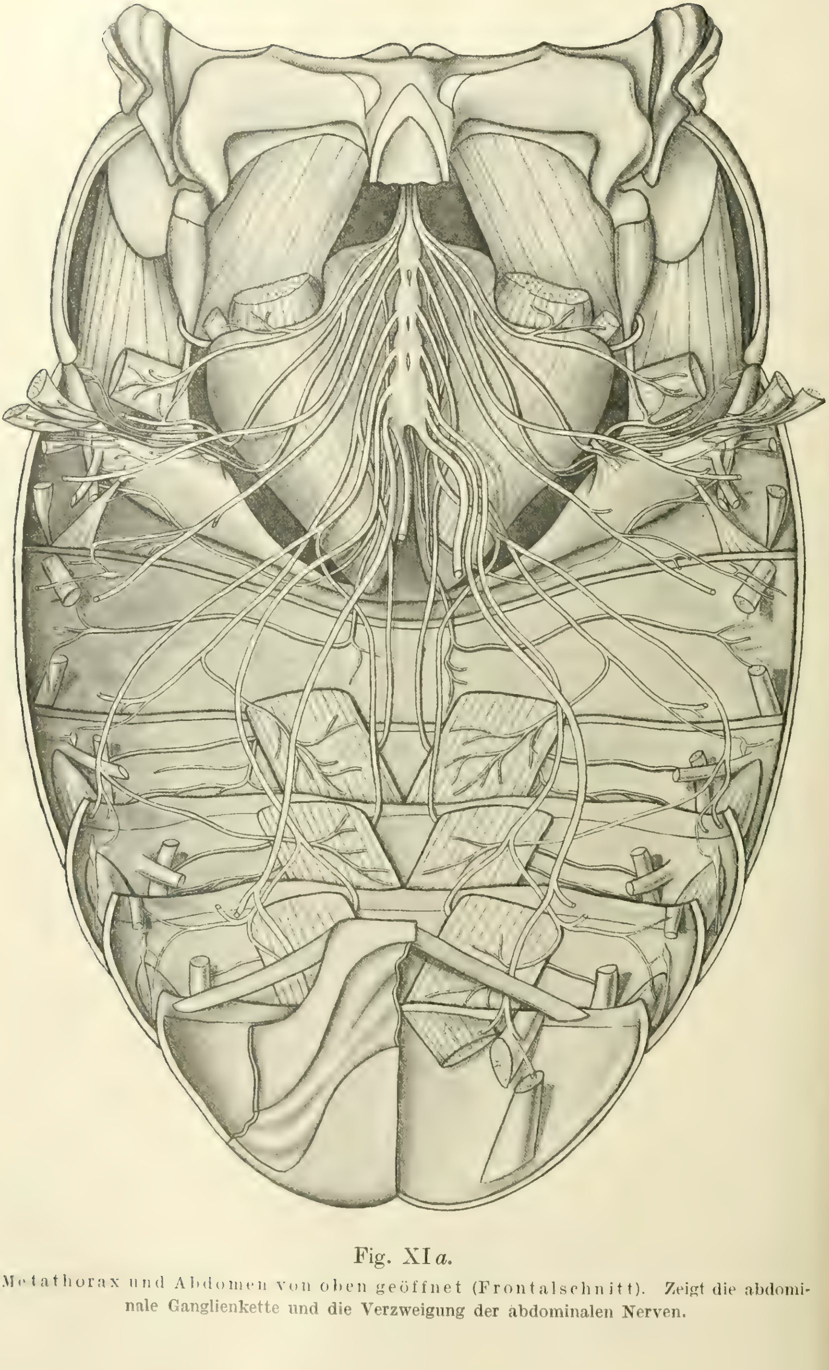


Fig. XI *a*.

Metathorax und Abdomen von oben geöffnet (Frontalschnitt). Zeigt die abdominale Ganglienkette und die Verzweigung der abdominalen Nerven.

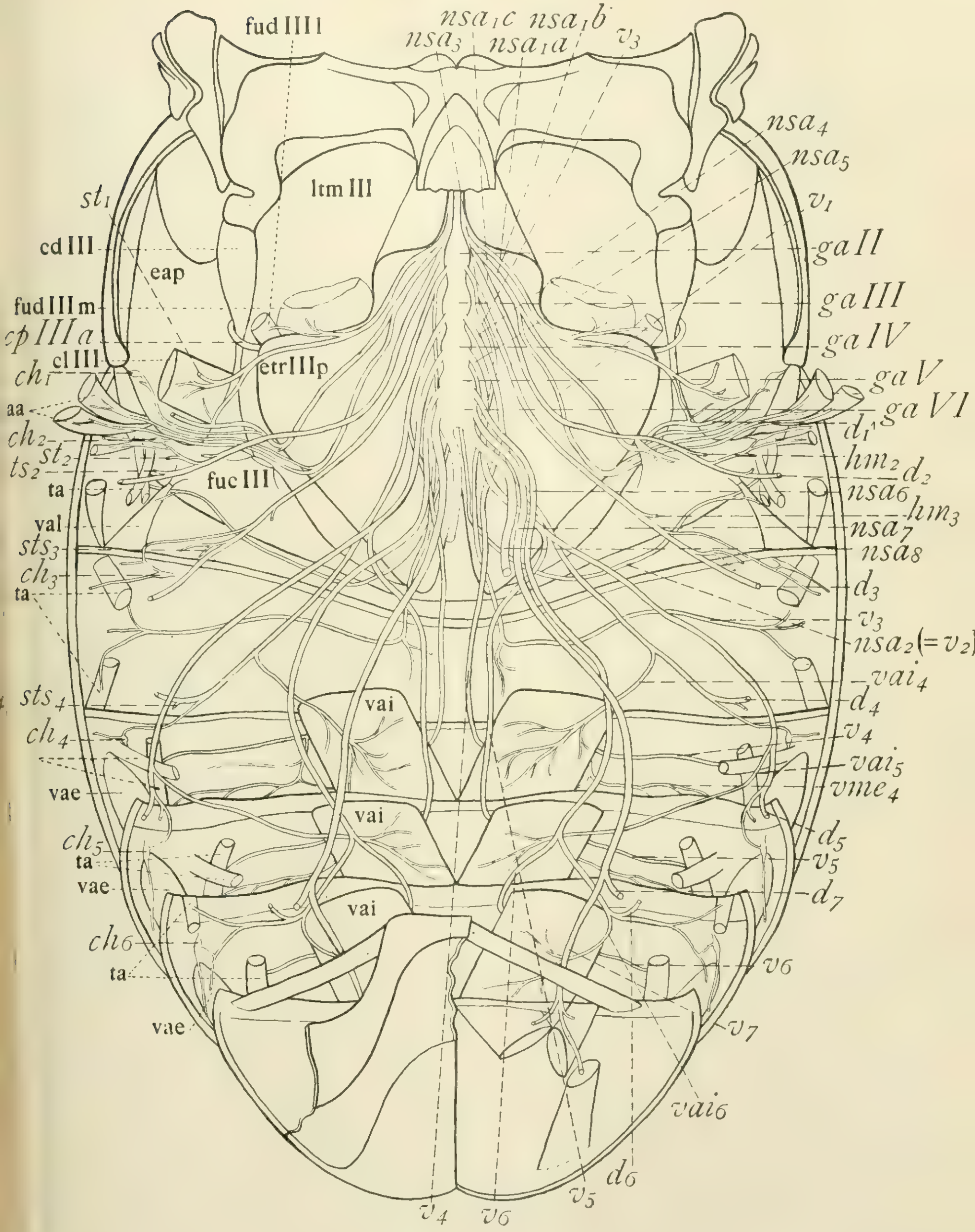

fud III l
nsa_1c
nsa_1b
nsa_3
nsa_1a
v_3
nsa_4
nsa_5
v_1
ga II
ga III
ga IV
ga V
ga VI
d_1
hm_2
d_2
nsa_6
hm_3
nsa_7
nsa_8
d_3
v_3
nsa_2(= v_2)
vai_4
d_4
v_4
vai_5
vme_4
d_5
v_5
d_7
v_6
v_7
vai_6
d_6
v_5
v_6
v_4
st_1
cd III
eap
fud III m
cp III a
cl III
ch_1
aa
ch_2
st_2
ts_2
ta
val
sts_3
ch_3
ta
sts_4
ch_4
vae
ch_5
ta
vae
ch_6
ta
vae
ltm III
etr III p
fuc III
vai
vai
vai

Fig. XI *b* (Erklärung auf S. 464 .

Das erste Abdominalganglion (*gaI*).

Der erste und kräftigste der beiden Nerven des ersten Abdominalganglions (nsa_1) entspringt der Dorsalfläche desselben jederseits dicht hinter der Furche, die Abdominal- und Thoracalganglion voneinander trennt. Dieser Nerv verläuft zunächst parallel den Commissuren, ihnen eng angeschmiegt, und gibt auf diesem Wege zwei Äste ab, so daß er mit drei Hauptästen die Dorsalseite des Extensor trochanteris metathoracis posterior erreicht. Von ihnen innervieren die beiden obersten (nsa_1a und nsa_1b) sowohl die Muskeln, die Metathorax und erstes Abdominalsegment miteinander verbinden, als auch die Muskeln und übrigen Organe des ersten Abdominalsegments. Der dritte Hauptast (nsa_1c) dagegen innerviert zusammen mit dem zweiten Nerven ($nsa_2[= v_2]$) des ersten Abdominalganglions das zweite Abdominalsegment.

Der erste Hauptast (nsa_1a) läuft direkt am Dorsalrande der Metasternalapophyse, die mit dem Metaphragma muskulös verbunden ist, quer über den Extensor trochanteris posterior nach außen. In seinem Verlaufe gibt er zunächst einen gemeinsamen Ast an den Musculus furco-dorsalis medius und lateralis (*fudIIIm* und *l*) ab. Ferner innerviert er den Musculus coxo-lateralis (*clIII*) und den Schließmuskel des ersten Abdominalstigmas (st_1) und entsendet schließlich noch in der Höhe der Sehne des Musculus coxo-dorsalis (*cdIII*) einen Verbindungsast zum zweiten Hauptast.

Dieser (nsa_1b) erreicht in ziemlich geradem Laufe den lateralen Rand des Extensor trochanteris posterior, tritt dann unter dem Musculus furco-coxalis (*fucIII*) nach außen durch, ihn selbst innervierend, und spaltet sich darauf in zwei Äste. Von ihnen nimmt der vordere, bei weitem kräftigere den erwähnten Verbindungsast des ersten Hauptastes (nsa_1a) auf, beteiligt sich an der Innervation des Musculus coxolateralis (*clIII*) und innerviert sodann (d_1) die gesamte Muskulatur (*cma*) des Rückenschildes des ersten Abdominalsegments. Der zweite Ast dagegen läuft an der hinteren Kante des Musculus coxo-lateralis entlang, biegt nach unten ein und innerviert das von V. Graber an der *Dytiscus*-Larve schon beschriebene Chordotonalorgan des ersten Abdominalsegments (ch_1). Von dem zweiten Hauptaste des ersten Abdominalnerven spaltet sich außer den eben genannten kleineren Ästen schon in der Höhe des zweiten bis dritten Abdominalganglions ein äußerst kräftiger Ast (v_1) ab, der in etwas tieferem Bogen den lateralen Rand des Extensor trochanteris pasterior erreicht. Hier bildet er seinerseits zwei Äste, die unter dem Musculus furco-coxalis durchtreten und die beiden Köpfe des Musculus conjungens coxo-abdominis (*ccaa*) innervieren.

Der dritte Hauptast (nsa_1c) zieht zunächst den beiden andern parallel, läuft dann aber quer über beide nach außen weg, passiert den Rand des Extensor trochanteris posterior unmittelbar vor der Sehne des Musculus furco-coxalis (*fucIII*) und erreicht so den Seitenrand des zweiten Hinterleibsegments, von dem aus er (d_2) sich auf den Muskeln (*da*) des zweiten Rückenschildes verteilt und zur Mediane des Körpers zurückstrebt. Er gleicht hierin völlig dem Aste (d_1). Auf dem Wege zum Seitenrande des Segments gibt der Nerv nacheinander mehrere Äste ab. Der erste von ihnen (hm_2) ist äußerst zart und fein und innerviert den Flügelmuskel des dorsalen Zwerchfells oder Herzmuskel, der an dem Rückenschild des zweiten abdominalen Segments ansetzt. Ein zweiter Ast innerviert nacheinander den Schließmuskel des zweiten abdominalen Stigmas (st_2), einen kleinen Muskel, der das geriefte Episternum des zweiten Segments mit der hinteren Coxalfalte verbindet, und das zweite Chordotonalorgan (ch_2). Ein dritter Ast (sts_2) endlich verzweigt sich auf dem Sinnesfeld hinter dem zweiten Abdominalstigma.

An der Innervierung des zweiten Abdominalsegments beteiligt sich nun auch der zweite Nerv des ersten Abdominalganglions ($nsa_2[= v_2]$).

Derselbe entspringt dem Ganglion auf der lateralen Dorsalfläche, jedoch erst dicht vor dem Übergang des Ganglions in die Commissuren. Von hier zieht er unter der abdominalen Ganglienkette entlang nach hinten, nachdem er schon vorher in gleicher Höhe wie der erste, bedeutend kräftigere Nerv des Ganglions einen zarten Ast abgegeben hat, der sich aber nicht weiter verfolgen ließ, und biegt über den hinteren Fortsatz des Extensor trochanteris posterior nach außen ein. Er hält sich dann ganz am Grunde des zweiten Bauchsegments und innerviert die Musculi transversales abdominis (*ta*) desselben Segments und den Musculus ventralis abdominis lateralis (*val*).

Das zweite Abdominalganglion (*gaII*).

Dieses Ganglion entsendet wie die folgenden nur ein Nervenpaar (nsa_3), das jederseits der hinteren Dorsalseite entspringt. In der Höhe des dritten Abdominalganglions gibt der Nerv einen ventralen Ast (v_3) ab, der an der Ganglienkette entlang auf dem Extensor trochanteris posterior direkt nach hinten läuft, bis er den Bauchschild des dritten Abdominalsegments nahe seiner Mediane erreicht. Hier biegt der Ast nach außen um, zieht zu den Transversalmuskeln (*ta*) dieses Segments und innerviert sie.

Der Nerv selbst zieht im Bogen über den Extensor trochanteris posterior und die beiden ersten Abdominalsegmente weg zum Seitenrande des dritten Segments, von wo er (d_3) rücklaufend die Muskeln des Rückenschildes (Musculi dorsales abdominis [*da*]) innerviert. Auf dem Wege zum Seitenrande gibt er nacheinander mehrere Äste an die Organe des Segments ab, den ersten (hm_3) an den Flügelmuskel des Herzens, den zweiten (ch_3) an das Chordotonalorgan und den dritten (st_3 und sts_3) an das Stigma und das Sinnesfeld hinter demselben.

Das dritte Abdominalganglion (*gaIII*).

Der Nerv (nsa_4) des dritten Abdominalganglions entspringt wie der des zweiten jederseits dem hinteren Teile der Dorsalfläche. Er entsendet genau wie der vorige einen ventralen Ast (v_4), und zwar bald schon in der Höhe des vierten, bald erst hinter dem letzten Ganglion. Dieser Ast zieht nahe der Mediane des Körpers auf der Ventralseite bis zum vierten Segment, wo er unter dem Musculus ventralis abdominis internus (*vai*) nach außen durchtritt und die Transversalmuskeln (*ta*) dieses Segments innerviert, sowie mit einem, unter dem Musculus ventralis abdominis internus sich abzweigenden Aste (vme_4) den Musculus ventralis medius (in der Fig. XI unter dem Vorderrande des Bauchschildes verborgen) und lateralis (*vam* und *e*).

Der Nerv selbst erreicht im Bogen das vierte Segment und verzweigt sich (d_4) auf den Muskeln des Rückenschildes und den übrigen Organen in derselben Weise wie die entsprechenden Äste der vorhergehenden Abdominalnerven. Neu hinzu kommt nur ein Ast (vai_4), der dem Nerven etwa in mittlerer Höhe des dritten Abdominalsegments entspringt und sich auf dem Musculus ventralis abdominis internus (*vai*) reich verzweigt.

Das vierte Abdominalganglion (*gaIV*).

Der Nerv (nsa_5) dieses Ganglions gleicht dem des vorhergehenden in allen Einzelheiten so vollkommen, daß eine spezielle Besprechung desselben überflüssig erscheint. Die einzelnen Vergleichspunkte ergeben sich von selbst aus der Figur. Erwähnt sei nur, daß der ventrale Ast (v_5) dem Nerven erst am Hinterrande des Extensor trochanteris posterior entspringt. Ast und Nerv innervieren das fünfte Abdominalsegment.

Das fünfte Abdominalganglion (*gaV*).

Daß dieses Ganglion mit dem letzten ziemlich stark verschmolzen ist, wurde schon anfangs gezeigt. Für das einzige Nervenpaar (nsa_6), das ihm entspringt, gilt dasselbe, was über den Nerven des vierten

Abdominalganglions gesagt wurde. Zu erwähnen ist bloß, daß der Ventralast (v_6) dem Nerven erst in der mittleren Höhe des fünften Segments entspringt.

Das sechste und letzte Abdominalganglion (*gaVI*).

Dieses Ganglion ist, wie wir gesehen haben, mit dem vorhergehenden in beträchtlichem Maße verschmolzen, aber es bildet auch selbst kein einheitliches Nervencentrum, sondern ist aus den Ganglien des siebenten bis letzten Segments durch Verschmelzung hervorgegangen. Auf die zusammengesetzte Natur dieses Ganglions deutet schon der im Verhältnis zu den übrigen Abdominalganglien große Umfang desselben hin. Ferner entspringen dem Ganglion zwei Nervenpaare statt eines, und die Verzweigung derselben in den letzten Segmenten ist ein weiterer, zwingender Beweis für die Behauptung, daß das sechste Abdominalganglion durch Verschmelzung mehrerer entstanden sei.

Der erste der beiden Nerven des letzten Ganglions (nsa_7) entspringt jederseits der Dorsalseite desselben, ziemlich in mittlerer Höhe des Ganglions und zieht unverzweigt bis zum Vorderrand des sechsten Bauchschildes. Hier spaltet sich der Nerv in typischer Weise in zwei Äste. Der dorsale Ast (d_7) innerviert in gewöhnlicher Weise den Rückenschild und das Stigma des siebenten Segments, doch konnte weder ein Chordotonalorgan, wie es sich in den vorhergehenden Segmenten findet, noch dessen zuführender Nerv festgestellt werden. Der ventrale Ast (v_7) innerviert den Bauchschild des siebenten Segments, mithin die Muskeln, die diesen mit dem folgenden verbinden. Da nun aber diese Teile des Abdomens zur Ausbildung des Geschlechtsapparates mit herangezogen sind, ist auch der Nerv von dieser sekundären Veränderung in Mitleidenschaft gezogen worden. Immerhin läßt die typische Verzweigung des Dorsalastes die Vermutung zu, daß der Nerv nsa_7 dem ganglösen Centrum des siebenten Abdominalsegments entspringt.

Der zweite Nerv (nsa_8) des sechsten Abdominalganglions ist der letzte Nerv der ganzen Ganglienkette. Er entspringt jederseits dem Hinterrande des Ganglions und zieht zwischen den Eingeweiden durch bis zu den Geschlechtsorganen in die letzten Segmente. Seine außerordentliche Stärke verrät schon, daß sein Innervationsgebiet äußerst umfangreich ist. Er innerviert die sämtlichen Organe der letzten Segmente vom achten an, also auch den ganzen Begattungsapparat, der durch Umbildung dieser Segmente entstanden ist. Ferner entsendet er Nerven zu den Geschlechtsorganen selbst, den Kittdrüsen des Männchens, die das Material für das Begattungszeichen der Weibchen liefern, sowie zu den Einzelteilen des Enddarmes, wie Dünndarm, Blinddarm, Rectum und Analdrüsen.

Nachdem wir den Verlauf der einzelnen Abdominalnerven genau beschrieben haben, wird es ganz angebracht erscheinen, die wesentlichen, bei allen Abdominalnerven wiederkehrenden Züge herauszugreifen und daraus einen Grundtyp desselben zusammenzustellen. Mit Rücksicht auf einen derartigen Vergleich ist die Bezeichnung der Nerven des Abdomens in der Weise durchgeführt worden, daß einander entsprechende Nerven oder deren Äste mit den gleichen Bezeichnungen versehen wurden. Auf diese Weise gelingt es leicht, sich unter den zahlreichen Nervenfäden zurecht zu finden.

Schon Blanchard unterscheidet in seinem «Système nerveux des insectes» zwei Hauptäste der Abdominalnerven. Er schreibt folgendermaßen: «Tous ces nerfs (des ganglions abdominaux), parvenus dans leur anneau respectif, se divisent en deux grandes branches presque égales; l'une suit le pont de jonction du segment abdominal avec le suivant en produisant des filets que se distribuent plus particulièrement aux muscles moteurs des anneaux de l'abdomen. L'autre branche, au contraire, se dirige vers les parties latérales et donne ses filets surtout aux muscles des stigmates.»

Zu einer derartigen Unterscheidung von zwei Hauptästen der einzelnen Abdominalnerven bringen mich auch meine Untersuchungen. Jedes Nervenpaar entsendet einen Dorsalast, der dem zweiten, die Stigmenmuskeln innervierenden Aste Blanchards entspricht, und einen Ventralast, der dem ersten des genannten Autoren entspricht.

Der Dorsalast innerviert Herzmuskel, Stigma, Chordotonalorgan und Rückenschild des Segments.

Der Ventralast innerviert die Muskeln, die die Bauchschilde miteinander verbinden, und die Musculi transversales abdominis.

Der Nerv des dritten Abdominalsegments zeigt diesen Grundtyp am schärfsten ausgeprägt. Ihm folgen die Nerven des vierten bis sechsten Abdominalsegments. Auch sie lassen den charakteristischen Verlauf ihrer Nerven erkennen und weisen als Besonderheit nur den Ast vai_{4-6} auf, der, dem Dorsalast entspringend, den Musculus ventralis abdominis internus des betreffenden Segments innerviert. Vom Nerven des siebenten Abdominalsegments weicht der Ventralast in seiner Verzweigung von dem typischen Verlauf ab, da das Innervationsgebiet desselben sekundär verändert worden ist. Der letzte

Nerv der Ganglienkette kann infolge seiner stark zusammengesetzten Natur und des sich über mehrere Segmente und die Eingeweide erstreckenden Innervationsgebietes natürlich kaum auf den Grundtyp des Abdominalnerven, wie wir ihn aufgestellt haben, zurückgeführt werden. Anders verhält es sich aber mit den beiden Nerven des ersten Abdominalganglions, die zwar auch sekundär stark verändert sind, aber doch ganz gut auf den Grundtyp zurückgeführt werden können. Der erste Nerv (nsa_1) des ersten Abdominalganglions spaltet sich in drei Hauptäste, von denen die beiden ersten dem Dorsal- und Ventralaste des Nerven des ersten Abdominalsegments entsprechen, der dritte Hauptast dagegen dem Dorsalaste des Nerven des zweiten Abdominalsegments. Der zweite Nerv (nsa_2) des ersten Abdominalganglions dagegen versieht nur die Funktionen des Ventralastes des Nerven des zweiten Abdominalsegments. Im einzelnen haben natürlich auch die beiden ersten Dorsal- und Ventraläste mehr oder minder starke Modifikationen erlitten, weil ja die ganzen Segmente behufs Verbindung mit dem Metathorax weitgehende sekundäre Veränderungen erlitten haben. Trotzdem lassen sich aber, wie schon gesagt, die typischen Dorsal- und Ventraläste ganz gut nachweisen.

Verzeichnis der Ganglien des Centralnervensystems mit ihren Nerven.

I. Kopf.

Ganglion supraoesophageum, Oberschlundganglion.

Protocerebron.
- Nervus opticus, Augennerv.

Deutocerebron.
- Nervus antennalis, Antennennerv.
- Nervus antennalis accessorius, Nerv der Beweger der Antenne.
- Nervus tegumentalis, Scheitelnerv.
- Nervus ganglii vasis dorsalis, Nerv des Gefäßganglions.

Tritocerebron.
- Nervus labralis, Oberlippennerv.
- Nervus frontalis, Stirnnerv.
- Commissura transversalis (Annulus oesophageus), Quercommissur.

Ganglion infraoesophageum, Unterschlundganglion.
- Nervus mandibularis, Mandibelnerv.
- Nervus maxillaris, Maxillennerv.
- Nervus labialis, Unterlippennerv.
- Nervus jugularis primus, erster Jugularnerv.
- Nervus jugularis secundus, zweiter Jugularnerv.

II. Thorax.

Ganglion prothoracis, Ganglion des vorderen Brustsegments.

Nervus sternalis, Brustnerv.
Nervus coxalis anterior, vorderer Hüftnerv.
Nervus coxalis posterior, hinterer Hüftnerv.
Nervus coxalis inferior, unterer Hüftnerv.
Nervus extensoris trochanteris, Nerv des Streckers des Schenkelringes.
Nervus ischiadicus, Beinnerv.

Nervus commissuralis secundus, zweiter Commissuralnerv.

Ganglion mesothoracis, Ganglion des mittleren Brustsegments.

Nervus elytri, Elytrennerv.
Nervus sternalis, Brustnerv.
Nervus coxalis anterior, vorderer Hüftnerv.
Nervus coxalis posterior, hinterer Hüftnerv.
Nervus coxalis inferior, unterer Hüftnerv.
Nervus extensoris trochanteris, Nerv des Streckers des Schenkelringes.
Nervus ischiadicus, Beinnerv.

Nervus commissuralis tertius, dritter Commissuralnerv.

Ganglion metathoracis, Ganglion des hinteren Brustsegments.

Nervus alae, Flügelnerv.
Nervus sternalis, Brustnerv.
Nervus alo-coxalis anterior, vorderer Hüftnerv.
Nervus alo-coxalis posterior, hinterer Hüftnerv.
Nervus coxalis inferior, unterer Hüftnerv.
Nervus extensoris trochanteris, Nerv des Streckers des Schenkelringes.
Nervus ischiadicus, Beinnerv.

III. Abdomen.

Ganglion abdominis primum, erstes Abdominalganglion.

Nervus primi segmenti abdominis et partis secundi, Nerv des ersten und eines Teiles des zweiten Hinterleibsegments.
Nervus partis secundi segmenti abdominis, Nerv eines Teiles des zweiten Hinterleibsegments.

Ganglion abdominis secundum, zweites Abdominalganglion.

Nervus tertii segmenti abdominis, Nerv des dritten Hinterleibsegments.

Ganglion abdominis tertium, drittes Abdominalganglion.

Nervus quarti segmenti abdominis, Nerv des vierten Hinterleibsegments.

Ganglion abdominis quartum, viertes Abdominalganglion.

Nervus quinti segmenti abdominis, Nerv des fünften Hinterleibsegments.

Ganglion abdominis quintum, fünftes Abdominalganglion.

Nervus sexti segmenti abdominis, Nerv des sechsten Hinterleibsegments.

Ganglion abdominis sextum, sechstes Abdominalganglion.

Nervus septimi segmenti abdominis, Nerv des siebenten Hinterleibsegments.

Nervus octavi-ultimi segmenti abdominis, Nerv des achten bis letzten Hinterleibsegments.

Marburg, im Juli 1910.

Auch an dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Korschelt, meinen aufrichtigsten Dank aussprechen für das Interesse, das er mir stets entgegengebracht hat, und die Förderung meiner Arbeit durch seine Ratschläge. Ebenso bin ich Herrn Professor Dr. Meisenheimer für die Unterstützung, die ich von seiner Seite erfahren habe, zu besonderem Danke verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

A. Bauer, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Diese Zeitschr. XCV. Bd. 1910.

A. Berlese, Gli insetti. Volume primo. Milano 1909.

A. Binet, Contribution à l'étude du système nerveux sous-intestinal des Insectes. Journ. de l'anatomie et de la physiologie. 30 Ann. p. 449—450. Paris 1894.

Em. Blanchard, Recherches anatomiques et zoologiques sur le système nerveux des Animaux sans vertèbres. Du système nerveux des Insectes. (Annales des Scienc. nat., Sér. 3 a. Vol. V. 1846.)

— Du grand sympathique chez les animaux articulés. (Annales des Scienc. nat. Sér. 4. Vol. X. 1858.)

E. Brandt, Vergleichend anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Käfer. (Horae Societatis entomologicae rossicae. Bd. XV. 1879. St. Pétersbourg.)

J. F. Brandt, Bemerkungen über die Mund-, Magen- oder Eingeweidenerven der Evertebraten. (Mém. Acad. d. Scienc. de St. Pétersbourg. Tome III. 2 Part. 1835.)

H. Burmeister, Handbuch der Entomologie. Berlin 1832.

G. Cuvier, Le règne animal. Paris. Insectes VI. 1. Planches.

E. Faivre, Du cerveau des Dytisques considéré dans ses rapports avec la locomotion. (Annales des Scienc. nat. Zoologie. Sér. 4. Vol. VIII. 1857.) [Ausführliche Beschreibung des Gehirns von Dytiscus.]

— Etudes sur la Physiologie des nerfs craniens chez le Dytisque. (Ebenda Vol. IX. 1858.)

— De l'influence du système nerveux sur la respiration des Dytisques. (Ebenda Vol. XIII. 1860.)

— Recherches sur les propriétés et les fonctions des nerfs et des muscles de la vie organique chez le Dytisque. (Ebenda Vol. XVII. 1862.)

V. Graber, Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. (Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XX u. XXI. 1882 u. 1883.)

H. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.

V. Liénard, Recherches sur le système nerveux des Arthropodes. Constitution de l'anneau oesophagien. (Archives de Biologie. Tome I. p. 381 bis 391. 1880.)

J. Müller, Über ein eigentümliches, dem Nervus sympathicus analoges Nervensystem der Eingeweide bei den Insekten. (Nov. Acta Phys.-Med. Acad. Caes. Leop. Car. Bd. XIV. 1828.)

A. Packard, A text-book of entomology. New York 1898.

J. H. Straus-Dürkheim, Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés aux quelles on a joint l'anatomie descriptive du Melolontha vulgaris. (Hanneton.) 1828.

G. R. Treviranus, Vermischte Schriften. Bd. III. S. 59. Bremen 1820.

Erklärung der Abkürzungen der Nervatur von Dytiscus marginalis.

ch_1 ch_2 usw., Chordotonalorgan des ersten, zweiten usw. Abdominalsegments;
cm, Längscommissur;
cms, Schlundcommissur oder Schlundring;
d_1 d_2 usw., Dorsalast des Nerven des ersten, zweiten usw. Abdominalsegments;
gaI—gaVI, Ganglion abdominis primum-sextum;
gfr, Ganglion frontale;
gi, Ganglion infraoesophageum;
go, Ganglion opticum;
gs, Ganglion supraoesophageum;
gthI—gthIII, Ganglion prothoracis-metathoracis;
gtr, Ganglion tracheale;
gv, Ganglion ventriculare;
gvd, Ganglion vasis dorsalis;
hm_2 u. hm_3, Ast des Nerven des zweiten u. dritten Abdominalsegments, der den Herzmuskel innerviert;
na, Nervus antennalis;
naa, Nervus antennalis accessorius;
nal, Nervus alae;
ncaI, Nervus coxalis anterior prothoracis;
ncaII, Nervus coxalis anterior mesothoracis;

ncaIII, Nervus alocoxalis anterior metathoracis;
nciI, Nervus coxalis inferior prothoracis;
nciII, Nervus coxalis inferior mesothoracis;
nciIII, Nervus coxalis inferior metathoracis;
ncmI, Nervus jugularis primus (commissuralis primus);
ncmII u. *III*, Nervus commissuralis secundus et tertius;
ncpI, Nervus coxalis posterior prothoracis;
ncpII, Nervus coxalis posterior mesothoracis;
ncpIII, Nervus alocoxalis posterior metathoracis;
nel, Nervus elytri;
netrI—III, Nervus extensoris trochanteris prothoracis-metathoracis;
nfan, Nerv des Musculus flexor antennae;
nfr, Nervus frontalis;
ng, Nervus stomatogastricus;
nisI—nisIII, Nervus ischiadicus prothoracis-metathoracis;
nlbi, Nervus labialis;
nlbr, Nervus labralis;
nmd, Nervus mandibularis;
nmx, Nervus maxillaris;
no, Nervus opticus;
noe, Commissura transversalis (Annulus oesophageus);
nrts, Nervus jugularis primus;
nsa_1, nsa_2 usw., Nerv des ersten, zweiten usw. Abdominalsegments;
nstI—nstIII, Nervus sternalis prothoracis-metathoracis;
nt, Nervus tegumentalis;
ppfr, Plexus praefrontalis;
st_1, st_2 usw., Nervenast, der den Schließmuskel des ersten, zweiten usw. Abdominalstigmas innerviert;
sts_2, Nervenast, der das Sinnesfeld hinter dem zweiten Abdominalstigma innerviert;
v_1, v_2 usw., Ventralast des Nerven des ersten, zweiten usw. Abdominalsegments.

Erklärung der Abkürzungen der Muskulatur von Dytiscus marginalis nach Bauer.

aba, Musculus abductor articuli secundi antennae;
ada, Musculus adductor articuli secundi antennae;
ccaa, Musculus conjungens coxo-abdominis *a*;
ccab, Musculus conjungens coxo-abdominis *b*;
cdIII, Musculus coxo-dorsalis metathoracis;
clIII, Musculus coxo-lateralis metathoracis;
cma, Musculi conjungentes metaphragmo-abdominis;
cph, Musculi compressores pharyngis;
da, Musculi dorsales abdominis;
dan, Musculus depressor antennae;
de, Musculus depressor elytri;
dg, Musculus depressor glossae;
dh, Musculus depressor capitis horizontalis;
do, Musculus depressor capitis obliquus;
dph, Musculi dilatatores pharyngis;
dpr, Musculus depressor prothoracis;
dv, Musculus depressor capitis verticalis;
eaa_1, u. eaa_2, Musculus extensor alae anterior primus u. secundus;
ean, Musculus extensor antennae;
eap, Musculus extensor alae posterior;
ecIa, *b*, *c*, Musculi extensores coxae prothoracis *a*, *b*, *c*;
ecIIa, *b*, *c*, *d*, *e*, Musculi extensores coxae mesothoracis *a*, *b*, *c*, *d*, *e*;

elm, Musculus extensor lobi externi maxillaris;

emd, Musculus extensor mandibulae;

emx, Musculus extensor maxillae;

epl, Musculus extensor palpi labialis;

epm, Musculus extensor palpi maxillaris;

et, Musculus extensor tibiae;

etrI, Musculus extensor trochanteris prothoracis;

etrIIa, b, c, d, e, Musculi extensores trochanteris mesothoracis *a, b, c, d, e*;

etrIIIa, Musculus extensor trochanteris metathoracis anterior;

etrIIIi, Musculus extensor trochanteris metathoracis inferior;

etrIIIm, Musculus extensor trochanteris metathoracis medius;

etrIIImin, Musculus extensor trochanteris minor;

etrIIIp, Musculus extensor trochanteris metathoracis posterior;

ex, Musculi expiratores;

fa, Musculi flexores alae;

fan, Musculus flexor antennae;

fap, Musculi flexores articuli palpi maxillaris;

fcIa, b, Musculi flexores coxae prothoracis *a, b*;

fcIIa, b, c, Musculi flexores coxae mesothoracis *a, b, c*;

flm, Musculus flexor lobi externi maxillaris;

fmd, Musculus flexor mandibulae;

fmxa, Musculus flexor maxillae anterior;

fmxp, Musculus flexor maxillae posterior;

fmxs, Musculu sflexor maxillae superior;

ft, Musculus flexor tibiae;

fta, Musculus flexor tarsalis;

ftrIIIl, Musculus flexor trochanteris metathoracis lateralis;

ftrIIIm, Musculus flexor trochanteris metathoracis medius;

ftrIIIp, Musculus flexor trochanteris metathoracis posterior;

ftr maj, Musculus flexor trochanteris maior;

ftr min, Musculus flexor trochanteris minor;

fu, Musculus flexor unguium;

fucIII, Musculus furco-coxalis metathoracis;

fudIIIm, l, Musculus furco-dorsalis metathoracis medius und lateralis;

fulII, Musculus furco-lateralis mesothoracis;

fulIII, Musculus furco-lateralis metathocracis;

le, Musculus levator elytri;

lge, Musculus levator glossae externus;

lgi, Musculus levator glossae internus;

lh, Musculus levator capitis horizontalis;

ll, Musculus levator labri;

lla, Musculus levator labii;

lm, Musculus levator mesothoracis;

lpr, Musculus levator prothoracis;

ltaIII, Musculus lateralis metathoracis anterior;

ltmIII, Musculus lateralis metathoracis medius;

ltpIII, Musculus lateralis metathoracis posterior;

lv, Musculus levator capitis verticalis;

mdIII, Musculus medianus metathoracis;

msi, Musculus mesonoti inferior;

mss, Musculus mesonoti superior;

ra, Musculus relaxator alae;

re, Musculus relaxator extensoris;

rtf, Musculus rotator femoris;

rti, Musculus rotator capitis inferior;

rtp, Musculus rotator prothoracis;

rtrm, Musculus retractor mesothoracis;

rtrp, Musculus retractor prothoracis;

rts, Musculus rotator capitis superior;

ta, Musculi transversales abdominis;

tp, Musculus tentorio-pharyngealis;

vae, Musculi ventrales abdominis externi;

vai, Musculi ventrales abdominis interni;

val, Musculus ventralis abdominis lateralis;

vam, Musculi ventrales abdominis medii.

Beiträge zur Entwicklung der Statoblasten der Bryozoen.

Von

Wolfgang v. Buddenbrock.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit 8 Figuren im Text und Tafel XX—XXII.

I. Einleitung.

Von ihren Entdeckern wurden die Statoblasten der Süßwasserbryozoen für Eier gehalten. Erst ALLMAN (1856)[1], welcher die wirklichen Eier dieser Tiere auffand, sprach die Überzeugung aus, daß die Statoblasten als Knospen aufzufassen seien, die am Funiculus entstehen. Er stützte sich bei dieser Behauptung auf die Tatsache, daß den Statoblasten verschiedene Charaktere fehlten, welche den Eiern ganz allgemein zukommen. So konnte er auch auf den frühesten Stadien in den Statoblasten kein Keimbläschen entdecken; sie zeigten ferner keinerlei Andeutung eines Furchungsprozesses, und schließlich schien ihm das Auftreten zweier verschiedener Eiformen bei einer und derselben Tierform unwahrscheinlich zu sein. NITSCHE[2], der im Jahre 1868 diese Bildungen untersuchte, kam zu dem gleichen Resultat. Er billigte die Argumente seines Vorgängers und fügte als weiteren Beweis für die Knospennatur der Statoblasten noch hinzu, daß auch die Art und Weise, wie sich die Chitinhüllen der Statoblasten bilden, sehr wesentlich von der Entstehung der Eihüllen abweicht.

Schon in den sechziger Jahren waren also die Statoblasten von den genannten Forschern ganz richtig als Knospen gedeutet worden, wie wir sie auch heute beurteilen.

Es muß aber betont werden, daß weder NITSCHE noch ALLMAN ihre Behauptung streng erwiesen haben, ein solcher Beweis wäre beim damaligen Stande der mikroskopischen Technik auch wohl nicht möglich gewesen. Beide haben die Knospennatur der Statoblasten auf indirektem Wege erschlossen, freilich gestützt auf recht gewichtige Gründe, bewiesen haben sie dieselbe jedoch nicht. Es konnte daher nicht ausbleiben, daß auch die entgegengesetzte Ansicht, nach welcher die Statoblasten eine Art Wintereier seien, nochmals einen beredten Verteidiger fand, und zwar in VERWORN[1], der die Entwicklung der Statoblasten von *Cristatella mucedo* 1887 zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung machte. Er ging hierbei auf viel jüngere Stadien zurück, als es seine Vorgänger getan hatten, und glaubte tatsächlich den Nachweis führen zu können, daß jeder Statoblast von einer einzigen Zelle seinen Ursprung nehme und deshalb als Ei aufzufassen sei. Es sei nun gleich hier betont, daß VERWORNS Auffassung eine irrige war, und daß sie heute nur noch ein historisches Interesse besitzt. Es war eine große Kühnheit von ihm, dies kleinzellige Material ohne Zerlegung in Schnitte so bis ins einzelne analysieren zu wollen, und es ist daher durchaus begreiflich, daß sein Unternehmen mit einem Mißerfolg endigte. Immerhin hatte die sehr temperamentvolle Arbeit einen recht wesentlichen Erfolg. Sie hat alles, was vorher als durchaus sicher galt, wieder ganz unsicher gemacht, und auf diese Weise mußte sie neue Untersuchungen hervorrufen, die erfolgreicher sein sollten als die alten.

---

[1] ALLMAN, A Monograph of the Fresh-water Polyzoa. London 1856.

[2] NITSCHE, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der phylactolämen Süßwasserbryozoen. Berlin 1868.

Die nun folgende Periode in der Erforschung dieses Problems, die äußerlich durch die Anwendung des inzwischen verbesserten Mikrotoms charakterisiert wird, wurde hauptsächlich durch die Arbeiten zweier deutscher Forscher, BRAEMS[2] und KRAEPELINS[3], inauguriert.

Schon NITSCHE hatte nachgewiesen, daß der seiner Ansicht nach ursprünglich einheitliche Statoblast sehr bald in zwei scharf voneinander getrennte Partien zerfällt, die er als die »cystogene Hälfte« und die »Bildungsmasse« unterschied. Im Gegensatz hierzu wies KRAEPELIN im Jahre 1886 auf der Naturforscherversammlung in Berlin darauf hin, daß der Statoblast sich von vornherein aus diesen beiden getrennten Komponenten aufbaue, und zwar sei die cystogene Hälfte ectodermaler Herkunft, die Bildungsmasse entstamme dagegen dem Mesoderm. KRAEPELIN ist zu diesem Schluß wahrscheinlich durch die Überlegung gekommen, daß die chitinabsondernde cystogene Hälfte nicht wohl aus dem Mesoderm herstammen könne. Ferner legte die von Reinhard 1881 gemachte Beobachtung, daß die cystogene Hälfte des Statoblasten das Ectoderm des künftigen Tieres liefere, den Gedanken nahe, daß umgekehrt auch die cystogene Hälfte des Statoblasten ectodermalen Ursprunges sei. Kraepelin stellte daher, und dies ist sein unumstößliches Verdienst, als erster den Satz auf, daß eine Einwanderung von Ectodermzellen in den Funiculus zum Zwecke der Bildung der cystogenen Hälfte des Statoblasten stattfinden müsse. Den Prozeß der Einwanderung selbst hat er dagegen, wie ich ausdrücklich hervorheben will, nicht beobachtet. Dies gelang vielmehr erst Braem. Dieser Forscher brachte in seinen »Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers« (1890) den klaren Nachweis, daß die cystogene Hälfte des Statoblasten von Ectodermzellen herstammt, die durch Einwanderung aus der Cystidwand in den Funiculus gelangen. Die Bildungsmasse leitete er ebenfalls wie Kraepelin von den Mesodermzellen des Funiculus her. Hier hatte man also endlich statt bloßer Theorien exakte Beobachtungen vor sich, die, gestützt auf die breite Basis einer modernen Forschungsmethode einen großen Anspruch auf Beachtung verdienten. Auch die sonstigen Verhältnisse bei der Entstehung und der Weiterbildung der Statoblasten behandelte Braem in sehr eingehender Weise, so daß es fast den Eindruck machte, als wäre dieser Gegenstand nun erschöpft. Das Erscheinen des entwicklungsgeschichtlichen Teiles von Kraepelins großer Monographie der Süßwasserbryozoen 1892 veränderte indessen diese Sachlage sehr bald.

---

[1] MAX VERWORN, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserbryozoen. Berlin 1887.

[2] F. BRAEM, Untersuch. über die Bryozoen des süßen Wassers. Kassel 1890.

[3] K. KRAEPELIN, Die deutschen Süßwasserbryozoen. Eine Monographie. II. Entwicklungsgeschichtlicher Teil. Hamburg 1892.

Denn Kraepelin war auf Grund seiner ebenfalls sehr eingehenden Untersuchungen in vielen und zum Teil sehr wichtigen Punkten zu einem durchaus entgegengesetzten Ergebnis gelangt, als sein Vorgänger. Die Bildung des Funiculus verlief nach ihm anders, er glaubte gefunden zu haben, daß die von ihm zuerst postulierte Einwanderung des Ectoderms in den Funiculus nicht, wie Braem meint, von der Körperwand des betreffenden Individuums (Cystidwand), sondern von der sogenannten Knospe her erfolgt, und viele weitere Verschiedenheiten. Eine Nachuntersuchung dieser Vorgänge war also dringend geboten. Der Gegensatz zwischen den zwei genannten Forschern wurde auch nicht behoben durch zwei kleinere Arbeiten, deren eine (Oka[1]) 1891 erschien, die andre (Rabito[2]) 1895.

---

[1] A. Oka, Observations on Fresh-water Polyzoa. Journ. Coll. of Science Imp. Univ. Japan. Vol. IV. 1891.

[2] Leon. Rabito, Ricerche intorno alla formazione degli statoblasti nei Briozoi d'acqua dolce. Natural. Sicil. 1895.

Oka, der 1891 *Pectinatella* untersuchte, bleibt gerade in den Fragen, die uns hier am meisten interessieren, die Antwort schuldig; und was schließlich Rabito und seine Spezialarbeit über die Entwicklung der Statoblasten anlangt, so ist auch hierüber nicht viel zu melden. Rabito kam zwar in allen wichtigeren Punkten zu demselben Resultat wie Braem, seine Arbeit und besonders seine Zeichnungen erwecken aber nicht denjenigen Grad des Vertrauens, der zur Ausübung des Schiedsrichteramtes in einer so wichtigen Angelegenheit notwendig ist.

Noch eins ist nachzutragen. Braem hatte es ungewiß gelassen, ob die cystogene Hälfte eines jeden Statoblasten von nur einer Zelle abstammt, oder ob sie aus einer Gruppe mehrerer, ursprünglich getrennter Zellen hervorgeht. Kraepelin dagegen behauptete auf das bestimmteste, daß die Herkunft von nur einer Zelle die Regel sei. Ich gestehe nun, daß selbst dann, wenn in allen übrigen Punkten völlige Einigkeit geherrscht hätte, mir dieser eine allein eine Nachprüfung hätte nötig erscheinen lassen; denn die Kraepelinsche Behauptung schien mir von vornherein außerordentlich unwahrscheinlich zu sein.

Aus allen diesen Gründen folgte ich sehr gern dem Rate meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Bütschli, die Entwicklung der Statoblasten zum Gegenstand einer nochmaligen Untersuchung zu machen.

II. Technisches.

Ich habe sowohl *Cristatella mucedo*, als auch *Plumatella repens* eingehend studiert. Allerdings ist schließlich die Untersuchung von *Cristatella* ein wenig ausführlicher ausgefallen. Von beiden Arten stand mir bereits konserviertes Material im hiesigen zoologischen Institut zur Verfügung, und zwar von *Cristatella* Sublimat-Essigsäurematerial, das sich als vorzüglich konserviert erwies, während ich mich bei *Plumatella* mit gewöhnlichem Spiritusmaterial begnügen mußte, das sich aber ebenfalls als völlig ausreichend konserviert herausstellte.

Beide Formen habe ich ausschließlich an Längsschnitten durch die Einzeltiere untersucht, die zugleich durch den Funiculus und median durch die Knospe gingen. Die Anfertigung solcher Längsschnitte ist zwar sehr viel mühsamer wie die von Querschnitten, es scheint dies aber die einzig richtige Methode, wenn man wirklich klare und beweisende Bilder erhalten will. Bei *Cristatella* erhält man solche Längsschnitte mit relativ geringer Mühe, wenn man die gesamte Kolonie genau rechtwinkelig zu ihrer Längsachse schneidet. Freilich ist es meist erforderlich, die Kolonien, die gewöhnlich irgendwie gekrümmt sind, vorher zu strecken und einige Tage lang in absolutem Alkohol zu härten.

Bei *Plumatella* ist es schwieriger, das gewünschte Resultat zu erreichen, weil es hier notwendig ist, die einzelnen Knospen mit ihren Funiculi genau zu orientieren, was bei der Kleinheit der Objekte keine leichte Aufgabe bildet. Zunächst wollte mir dies auch nicht recht gelingen; schließlich habe ich mir auf folgende Weise geholfen. Ich wählte nur solche Zweigchen aus, die auf der Breitseite liegend Knospe und Funiculus bereits ohne weitere Orientierung in der richtigen Stellung aufwiesen, derart also, daß die Medianebene durch Knospe und Funiculus parallel zur Tischebene verlief. Solche Zweigchen können dann breit liegend ohne weiteres geschnitten werden und geben die gewünschten Bilder. Natürlich braucht man auf diese Weise sehr viel Material, was aber bei der Häufigkeit der *Plumatella repens* nicht weiter in Betracht kommt. Zur Färbung verwandte ich mit gutem Erfolg ausschließlich Eisenhämotoxylin; es färbt die Nucleoli tief schwarz, das Plasma hell blaugrau. Nachfärbungen irgendwelcher Art erwiesen sich als überflüssig, häufig sogar als störend.

III. Die Entstehung des Funiculus.

Bevor wir damit beginnen, die Entwicklung der Statoblasten selbst zu besprechen, ist es erforderlich, die Entstehung des sogenannten Funiculus näher ins Auge zu fassen. Der Funiculus ist bekanntermaßen ein strangförmiges Gebilde, welches beim erwachsenen Tier den obersten Punkt des Blinddarmes mit einem Punkt der Leibeswand des betreffenden Individuums verbindet. In ihm entstehen die Statoblasten, bei *Cristatella* nur einer in jedem Funiculus, bei *Plumatella* mehrere. Will man daher die Entwicklung der Statoblasten von den ersten Anfängen an kennen lernen, so ist es notwendig, zuvor die Entstehung des Funiculus auf das eingehendste zu studieren.

Die Anlage des Funiculus wurde von den älteren Forschern: ALLMAN, NITSCHE, VERWORN nicht beobachtet. Die Ansichten der neueren Beobachter gehen völlig auseinander, so daß es notwendig erscheint, sie hier im einzelnen zu besprechen. Außer BRAEM, KRAEPELIN, OKA und RABITO hat sich auch DAVENPORT[1] mit dieser Frage beschäftigt.

---

[1] C. B. DAVENPORT, *Cristatella*: The origin and development of the individual in the colony. Cambridge, U.S.A. 1890.

Braem sagt über diesen Punkt, daß »sich die median gelegenen Zellen des äußeren Blattes (der jungen Knospe) in Form einer Längsleiste erheben, die im oberen (proximalen) Teil der Knospe schärfer hervortritt als im unteren. Indem sich die Zellen des Knospenhalses am Aufbau der Leibeswand beteiligen und vom Polypid immer weiter entfernen, löst sich die Leiste als kontinuierlicher Strang — als Funiculus — von der Knospe ab und verbindet dieselbe mit einem oral gelegenen Punkte des jugendlichen Cystids«. (S. 67, 1890.)

Braem ist also der Ansicht, daß die Verbindung des Funiculus mit der Körperwand der Kolonie eine primäre ist; er leugnet in der Entwicklung des Funiculus das Vorkommen eines Stadiums, in welchem dieser, vom sogenannten Polypid ausgehend, frei in der Leibeshöhle endigt.

Demgegenüber behauptete Kraepelin (1892, S. 41), daß sich der Funiculus, wie er sich ausdrückt, in centrifugaler Richtung, das heißt von der Knospe aus, entwickelt und erst sekundär mit der Wand des Cystids verwächst; er gibt auch (Taf. III, Fig. 96) die Abbildung einer jungen Knospe von *Cristatella*, bei welcher der frei endigende Funiculus deutlich zu sehen ist. Auch Davenport (1890), der im wesentlichen der Meinung Kraepelins ist, gibt ein solches Bild (Taf. VI, Fig. 57), und schließlich scheint auch Rabito ähnliches gesehen zu haben, so daß also Braem mit seiner Ansicht ziemlich isoliert steht.

Meine auf diesen Gegenstand gerichteten Untersuchungen ergaben nun das Resultat, daß es keinem der genannten Forscher gelungen sein dürfte, den fraglichen Vorgang erschöpfend zu beschreiben. Jeder hat nur einen Teil des Vorganges gesehen und jeder hat seinen Teil für das Ganze gehalten. Erst die Summe der Beobachtungen der genannten Forscher gibt das richtige Bild.

Beginnen wir zum Zweck einer vollständigen Beschreibung mit den frühesten Anfängen, so sehen wir auf Fig. 1 (*Cristatella*) die allerersten Spuren einer beginnenden Wucherung (*F*) der Peritonealschicht am proximalen Ende der Knospe. Die Peritonealzellen haben sich an der markierten Stelle offenbar stark vermehrt und daher, da ihnen der Platz zu seitlicher Ausbreitung fehlte, etwas vorgebuchtet, so daß sie, fächerförmig angeordnet, ihre Nachbarzellen etwas überragen. Im übrigen ist das Peritonealepithel auch an dieser Stelle noch einschichtig. Auf Fig. 2 (*Cristatella*) und Fig. 21 (*Plumatella*) ist dieser Wucherungsprozeß bereits viel weiter vorgeschritten; das Epithel ist an der betreffenden Stelle (*F*) deutlich mehrschichtig geworden. Diese

Bilder sind recht häufig, so daß ohne Zweifel alle meine Vorgänger ähnliches gesehen haben dürften. Nun aber kommt das Merkwürdige. Die Entwicklung geht nicht, wie man es nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Kraepelin, Davenport und Rabito beinahe annehmen sollte, so weiter, daß nun der geschilderte Tuberkel immer weiter vorwächst und auf diese Weise den Funiculus bildet, der schließlich die Cystidwand erreicht und mit ihr verwächst, vielmehr sehen wir auf Fig. 3 einen Vorgang, wie ihn etwa Braem beschrieben hat: Die Wucherung (*F*) hat sich etwas in die Länge gestreckt und beginnt, sich von der Wand der Knospe loszulösen. In ihrer Mitte ist diese Loslösung bereits vollendet, distalwärts sind die Zellen stark in die Länge gezogen, sie sind offenbar einem starken Zuge ausgesetzt und werden sich ebenfalls bald loslösen; nur proximalwärts bleibt die Verbindung dauernd erhalten. Sicherlich hat auch Braem solche Stadien gesehen, genauer abgebildet hat er sie leider nicht; er begnügt sich mit Umrißskizzen. Dagegen übersah er merkwürdigerweise das nun folgende sehr häufige Stadium, in welchem die Loslösung vollendet ist und der Funiculus frei endigt; er knüpfte an das Stadium der Fig. 3 gleichdasjenige an, auf welchem der Funiculus die Cystidwand erreicht hat. Auf diese Weise gelangte er zu der Vorstellung einer sich kontinuierlich abhebenden Funiculusleiste. Die andern Forscher übersahen umgekehrt gerade das in Fig. 3 abgebildete Stadium, was bei dessen großer Seltenheit sehr verständlich ist; sie mußten so mit Notwendigkeit zur Vorstellung eines völlig frei vorwachsenden Funiculus gelangen. Der hier geschilderte Vorgang der Ablösung des jugendlichen Funiculus von der Knospe vollzieht sich offenbar in sehr kurzer Zeit und kommt daher, wie schon gesagt, außerordentlich selten zur Beobachtung. Ich habe dies Stadium bei *Cristatella* nur einmal, bei *Plumatella* kein einziges Mal gefunden. Wenn ich mir trotzdem erlaube, diesen Vorgang als einen normalen zu betrachten, so beruht dies auf zweierlei Gründen. Einmal scheinen mir die Fig. 22 und 23 auf das Vorkommen eines solchen Stadiums auch bei *Plumatella* sicher hinzuweisen. Wir sehen nämlich auf beiden Figuren direkt unter der Ansatzstelle des bereits frei vorragenden Funiculus im Mesoderm der Knospe eine starke Verdünnung, bzw. eine Lücke, in welcher die Zellkerne durchaus fehlen. Wäre der Funiculus, wie es Kraepelin und die andern wollen, einfach frei vorgewachsen, so wäre das Vorhandensein dieser Lücke schlechterdings unerklärlich, wogegen die Annahme sehr nahe liegt, daß der Lückenraum der Stelle entspricht, wo sich die Knospe und der Funiculus voneinander abgelöst haben. Tatsächlich sagt auch BRAEM: »an der Trennungsstelle erscheint im äußeren Blatt (d. h. der Knospe, Zus. d. Verf.) eine Lücke, die indessen durch die Tätigkeit der benachbarten Zellen wieder ausgefüllt wird«. (1890, S. 67.)

Ein andrer Umstand, der mir ebenfalls für das regelmäßige Vorkommen der beschriebenen Ablösung zu sprechen scheint, ist folgender: Hat sich der Funiculus abgelöst, wie es Fig. 4 zeigt, so sieht man fast immer, daß er in eine feine Spitze ausläuft. Diese scheint mir nun nichts andres zu sein, als der letzte Zeuge des gewaltsamen Abreißens des Funiculus von der Knospenwand, und ist offenbar identisch mit den langgestreckten Zellen, die wir im distalen Teil des Funiculus der Fig. 3 bereits kennen gelernt haben. Bei *Cristatella* ist diese Spitze, wie gesagt, regelmäßig zu beobachten, und das betreffende Stadium ist recht häufig. Von *Plumatella* habe ich leider nur wenige frei endigende Funiculi beobachtet, weshalb ich kein allgemeines Urteil abgeben kann; immerhin kann man auf Fig. 22 eine solche Spitze deutlich genug erkennen. Wir dürfen also, wie ich annehme, die hier beschriebene Ablösung des Funiculus von der Knospenwand als eine gesicherte Tatsache ansehen.

Der frei gewordene Funiculus, der recht verschiedene Formen aufweisen kann, streckt sich sehr stark in die Länge, nähert sich mit seinem freien Ende der Cystidwand und erreicht dieselbe bei *Plumatella* hart am Knospenhals, bei *Cristatella* in dem Winkel zwischen der Knospe, der er zugehört, und deren Tochterknospe.

Jetzt, oder schon ein wenig bevor der Funiculus die Wand erreicht, beginnt ein Prozeß, den möglicherweise schon DAVENPORT (1890, S. 116) gesehen hat[1], der aber von den andern Forschern, wie es scheint, übersehen wurde. DAVENPORT beobachtete ihn bei *Cristatella mucedo*, und auch ich habe ihn nur bei dieser Art feststellen können. Von der Cystidwand wachsen nämlich dem Funiculus Peritonealzellen entgegen, wachsen an ihm entlang, hüllen ihn basalwärts ein und verbinden ihn auf diese Weise mit breiter Basis mit der Wand der Kolonie. Fig. 6 zeigt dies sehr deutlich. Die emporwachsenden Peritonealzellen (*Bz*) haben sich hier zufällig etwas weniger stark gefärbt, als die des eigentlichen Funiculus, dessen Umrisse und Spitze man auf diese Weise noch gut erkennen kann. Zwischen Funiculus (*F*) und Tochterknospe (*T.Kn*) sind die Zellen, offenbar begünstigt durch die große Nähe der Tochterknospe, sehr weit proximalwärts gelangt, fast bis zum proximalen Endes des Funiculus.

---

[1] Man kann sich aus der Schilderung DAVENPORTS kein ganz klares Bild davon machen, wie er sich die Entwicklung des Funiculus nun eigentlich gedacht hat. Ich will daher auch nicht ganz bestimmt behaupten, daß er den hier beschriebenen Vorgang ebenfalls schon gesehen hat. Er spricht davon, daß der Funiculus zum Teil von dem inneren Epithel der Cystidwand stammt.

Auch dieses Stadium ist äußerst selten, und es wäre vielleicht zu kühn, nur hierauf gestützt die Anteilnahme der Peritonealzellen der Leibeswand am Aufbau des Funiculus als Regel hinzustellen, wenn nicht die etwas späteren Stadien diesen Vorgang noch deutlicher erkennen ließen. Wenn der Funiculus eine gewisse Größe erreicht hat, sind nämlich fast immer seine Zellen an der Befestigungsstelle an der Cystidwand fächerförmig um eine Achse gruppiert, wie es Fig. 7 zeigt. Nach dem seither Beobachteten dürfen wir mit großer Bestimmtheit behaupten, daß diese Achse von der fein auslaufenden distalen Spitze des Funiculus gebildet wird, um welche sich dann die auswachsenden, sie umhüllenden Peritonealzellen der Cystidwand naturgemäß fächerförmig angeordnet haben. Eine andre Erklärung dürfte sich für dieses Verhalten kaum finden lassen. Bei *Plumatella* habe ich, wie schon erwähnt, das entsprechende Stadium nicht auffinden können; es ist mir aber sehr wahrscheinlich, daß es sich bei gründlicherem Nachsehen doch noch würde auffinden lassen.

Okas Ansicht über die Entstehung des Funiculus haben wir noch nicht kennen gelernt. Dieser Forscher, welcher *Pectinatella gelatinosa* untersuchte, kam zu einem ganz abweichenden Resultat. Er behauptet nämlich, daß sich die Knospe an die Cystidwand anlegt, und daß hierauf das proximale Knospenende mit der Cystidwand verwächst. Indem sich die Knospe hierauf wieder aufrichtet, erhält sich diese Verwachsungsstelle als der strangförmig auswachsende Funiculus. Man muß zugeben, daß diese Erklärungsweise durch ihre Einfachheit besticht; ich kann aber einen Zweifel trotzdem nicht unterdrücken. Es wäre gewiß sehr auffallend, wenn bei dieser sonst durchaus nicht aberranten Form so abweichende Verhältnisse vorliegen würden, während bei zwei so verschiedenen Formen wie *Cristatella* und *Plumatella* die weitgehendste Übereinstimmung herrscht. Ich glaube daher, daß in dieser Angelegenheit noch nicht das letzte Wort gesprochen ist.

Die Bildung des eigentlichen Funiculus ist mit den hier beschriebenen Vorgängen bereits beendigt. Er wächst nur noch sehr stark in die Länge, und es differenziert sich, wenigstens bei *Plumatella*, in seinem Innern die Muskelschicht, worauf ich in einem späteren Abschnitt zurückkommen werde. Dagegen beginnt um diese Zeit die

Anlage der Statoblasten, der wir daher im folgenden unsre Aufmerksamkeit zuwenden müssen.

IV. Die Anlage des Statoblasten.

Die älteren Forscher waren wegen mangelhafter technischer Methoden außerstande, die Entstehung der Statoblasten von Anfang an zu verfolgen. Sie begannen ihre Untersuchungen erst bei relativ alten Stadien; so läßt NITSCHE (1868) die Statoblasten von *Plumatella* »aus einem wurstförmigen Körper entstehen, der sich, sobald das Tier seine volle Entwicklung erreicht hat, unterhalb der äußeren Epithelschicht des Funiculus bildet und sich in einer langen Spirale um denselben windet«. Er fährt dann fort: »Dieser, ich möchte sagen Keimstock, besteht aus einem Aggregate vieler runder, stark lichtbrechender Kerne mit Kernkörperchen, zwischen denen, wenn auch wohl nur spärlich, sich Protoplasma findet. Von diesem Keimstock schnüren sich nach und nach kleine Klümpchen von Kernen ab, die sich bald deutlich von den nebenliegenden abheben und einen bestimmten Kontur zeigen.« Diese Klümpchen sind dann eben die einzelnen Statoblasten; wie aber jener wurstförmige Körper, der Keimstock, sich bilde, von dem sich die Statoblasten abschnüren, erörtert NITSCHE nicht.

Von VERWORN, der gesehen haben wollte, daß sich bei *Cristatella mucedo* der ganze Statoblast aus einer einzigen Zelle, einer Eizelle, entwickelt, die sich im Innern des Funiculus bilden sollte, können wir hier absehen. Der Weg, den dieser Forscher eingeschlagen hatte, wurde schon längst als Irrweg erkannt, was schon in der Einleitung dargelegt wurde.

Die nächsten Forscher, welche das Problem in Angriff nahmen, waren KRAEPELIN und BRAEM. Beide hatten erkannt, daß ein gewisser Anteil der Statoblasten, die sogenannte cystogene Hälfte, ectodermaler Herkunft sei, und daß daher eine Einwanderung ectodermaler Zellen in den Funiculus stattfinden müßte. KRAEPELIN glaubte nun gefunden zu haben, daß von der Knospe aus die Zellen des inneren ectodermalen Knospenblattes in den Funiculus eindrängen, und zwar geschehe dies schon auf einem sehr jungen Stadium. Er sagt darüber von *Plumatella* folgendes (1892, S. 40 und 41): »Zu einer Zeit, wo die Enddarmrinne an der noch einfach zweischichtigen Knospe sich anzulegen beginnt, beobachtet man am distalen (wohl richtiger proximalen, Zus. d. Verf.) Ende der Knospe einen mehr oder weniger deutlich vorspringenden Tuberkel, welcher kontinuierlich vom äußeren Knospenblatte (Mesoderm) überkleidet wird, während im Innern einige Zellen lagern, welche nur dem inneren Knospenblatte (Ectoderm), und zwar der Stelle, wo Munddarm und Rinne durch eine Querbrücke geschieden sind, entstammen können. . . . Nach dieser Zelleinwucherung von seiten des inneren Darmepithels beginnen vornehmlich die Zellen des umhüllenden Mesoderms sich auffallend zu strecken, um alsbald mit der benachbarten Cystidwand in Verbindung zu treten.« *Cristatella* soll sich nach seinen Beobachtungen durchaus analog verhalten.

Ganz im Gegensatz hierzu vertritt Braem die Ansicht, daß die Ectodermzellen des Funiculus von der Wand des Cystids herstammen, die trennende Muskelschicht durchbrechen und also in das Cystidende des Funiculus einwandern. Rabito schließt sich durchaus an Braem an, es ist aber aus seinen sehr kleinen und wenig deutlichen Figuren nicht recht zu erkennen, ob er diesen Einwanderungsprozeß wirklich auch beobachtet hat; Oka läßt uns in dieser Frage im Stich, er hat von einer Einwanderung nichts direkt beobachtet, hält aber die Braemsche Auffassung für die wahrscheinlichere.

Was meine eignen Untersuchungen anlangt, so bereitet es mir eine besondere Genugtuung, die Angaben Braems in diesem Punkt in jeder Hinsicht bestätigen zu können. Die Bilder, die ich beobachtet habe, stimmen ganz mit denen Braems überein. Bei *Cristatella* habe ich allerdings etwas weniger Glück gehabt wie er, es ist mir nur ein einziger Funiculus zu Gesicht gekommen, an welchem die Einwanderung direkt zu beobachten war (Fig. 8). Dieses eine Bild ist aber so klar, daß es für sich allein schon vollkommen beweisend ist. Außerdem kann noch Fig. 9 zum Beweise herangezogen werden. Die Einwanderung ist zwar hier schon vollendet und der Funiculus von dem Zellkomplex (*Z*), von dem aus die Einwanderung erfolgt, ein wenig abgerückt, die Muskelschicht (*T*) ist aber noch durchbrochen, und eine Zelle (*x*), die noch nicht völlig eingewandert ist, ragt noch etwas in das Ectoderm (*C.E*) hinüber. Bei *Cristatella* liegen die Verhältnisse sehr ungünstig, weil nur ein Statoblast in jedem Funiculus gebildet wird, und daher die Zahl der einwandernden Ectodermzellen meist sehr gering ist. Viel leichter läßt sich bei *Plumatella* die Einwanderung nachweisen, wo die Bildung des voluminösen Keimstocks[1] auch die Einwanderung sehr zahlreicher Ectodermzellen bedingt. Ich bringe, um diese Frage, welche sich nun schon durch so viele Arbeiten hinzieht, zu entscheiden, drei Figuren von *Plumatella*, welche den Prozeß der Einwanderung in drei verschiedenen Etappen zeigen. Auf Fig. 25

---

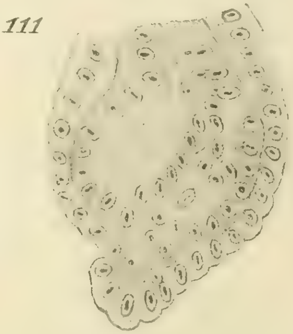
[1] Unter Keimstock versteht man die Gesamtheit der in den Funiculus eingewanderten, noch nicht weiter differenzierten Ectodermzellen.

ist der Beginn der Einwanderung zu sehen. Das sonst einschichtige Körperepithel (*C.E*) ist an der Ansatzstelle des Funiculus mehrschichtig geworden; eine ganze Anzahl dieser Ectodermzellen drängt sich hier unter Durchbrechung der Muskelschicht (*T*) zwischen die Mesodermzellen des Funiculus. Fig. 26, die besonders klar ist, zeigt etwa gerade ein mittleres Stadium des Einwanderungsprozesses. Etwa die Hälfte der Ectodermzellen ist bereits in den Funiculus eingewandert und von dessen Mesodermzellen durch eine scharfe Kontur getrennt, die andre Hälfte liegt noch außerhalb der Körpermuskulatur im Ectoderm. Der Zusammenhang der eingewanderten Zellen mit dem Ectoderm ist hier so bestimmt zu sehen, wie es überhaupt möglich ist. Auf Fig. 27 endlich ist der Prozeß so gut wie vollendet. Bis auf eine einzige sind alle Ectodermzellen in den Funiculus eingewandert, sie sind dabei teilweise sehr weit proximalwärts bis zum Punkte *a* gelangt, und nur die letzte liegt noch teilweise im Körperepithel und durchbricht gerade die Muskelschicht (*T*). Das Körperepithel ist auf diesem Schnitt wieder völlig einschichtig geworden. Die Einsenkung, die man gerade an der Stelle bemerkt, wo die letzte Zelle einwandert, ist offenbar nur etwas Zufälliges.

Ich glaube, diese Bilder sind so deutlich und gleichzeitig so einfach, daß eine andre Interpretation, als die hier gegebene, ganz unmöglich ist. Ich darf wohl hoffen, daß hiermit die Braemsche Auffassung endgültig als die richtige erwiesen ist.

Ich möchte aber jetzt noch einiges über die Kraepelinsche Ansicht bemerken, die ich nach dem eben Dargelegten selbstverständlich als widerlegt betrachte, da sich wohl niemand zur Annahme einer doppelten Einwanderung in die beiden Funiculusenden wird entschließen können. Wie kam aber Kraepelin zu Bildern, auf die er seine Behauptung, daß die Ectodermeinwanderung von der Knospe aus erfolgt, stützen konnte?

Ich glaube dies einigermaßen erkannt zu haben. Kraepelin beruft sich hauptsächlich auf seine Fig. 111 (Textfig. 1) und 112. Sie stellen junge Knospen von *Plumatella* beziehungsweise *Cristatella* dar, die sich etwa auf dem Stadium meiner Fig. 2 und 21 befinden. Man sieht nun an diesen beiden Figuren ganz deutlich, daß die sonst scharfe Grenze zwischen Ectoderm- und Mesodermblatt der Knospe an der Stelle verwischt ist, wo der Tuberkel, die erste Anlage des Funiculus, vorspringt; so wird in der Tat der Anschein erweckt, als wären die inneren Zellen dieses Tuberkels ectodermalen Ursprunges. Ich bezweifle nun keineswegs das Vorkommen und die Richtigkeit solcher Bilder, ich gebe sogar rückhaltlos zu, ebenfalls ähnliche hin und wieder getroffen zu haben, nur eins bezweifle ich, nämlich die Richtigkeit der Kraepelinschen Interpretation. Es scheint mir nämlich zweifellos zu sein, daß die Bilder 111 und 112 seitliche Anschnitte der Knospen wiedergeben. Man ersieht dies ganz deutlich aus der unregelmäßigen Lage der im Innern der Knospe liegenden Zellen, die bei medianen Schnitten immer zu scharf getrennten Epithelien angeordnet sind, und ich glaube, Kraepelin selbst wird das zugeben. Daraus ergibt sich aber der ganze Fehler. Die Grenzen verwischen sich immer, wenn man zwei Epithelien derartig schräg trifft, man kann dies sehr häufig an solchen Längsschnitten beobachten. Kraepelin hat dann einfach, weil die Grenze so schlecht zu sehen war, die zwei inneren Zellen des Tuberkels, die natürlich genau so mesodermal sind als die äußeren, fälschlicherweise zu den anstoßenden Ectodermzellen gerechnet. Daß er diesen inneren Zellen dann noch im Gegensatz zu den äußeren das gleiche Kolorit gab wie den Ectodermzellen, ist wohl eine kleine subjektive Täuschung, wie sie einem jeden mit unterlaufen kann. Damit dürfte dieser Fall wohl hinreichend aufgeklärt sein.



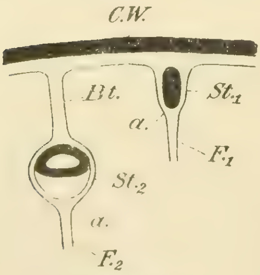
Textfig. 1.

Die Einwanderung von Ectodermzellen aus der Cystidwand in den Funiculus dürfen wir also, um dieses Wichtige noch einmal zu betonen, als eine feststehende Tatsache betrachten. Es bleibt aber noch übrig, einige Unterschiede zu erwähnen, die in dieser Hinsicht zwischen *Cristatella* und *Plumatella* bestehen.

Zunächst tritt bei letzterer Form die Einwanderung im allgemeinen viel zeitiger auf als bei *Cristatella*; offenbar ein Ausdruck des allgemein gültigen Gesetzes, daß die Anlage eines Organs um so früher erfolgt, je ansehnlicher dasselbe ist. Ein vergleichender Blick auf die Fig. 8 und 26 wird diese Tatsachen bestätigen. Es gilt dies allerdings nicht für alle Knospen von *Plumatella*, wie wir gleich sehen werden, denn die Individuen dieser Art weisen hinsichtlich des Zeitpunktes, in welchem die Ectodermeinwanderung in den Funiculus erfolgt, außerordentliche Schwankungen auf. In Fig. 34 sehen wir einen noch sehr kurzen Funiculus, an dem die Einwanderung schon völlig abgelaufen ist; er ist gänzlich mit Ectodermzellen angefüllt.

Daneben, in Fig. 35, ist ein wahrer Riese abgebildet, der wohl dreimal so lang ist und trotzdem noch keine Spur einer Einwanderung zeigt. Die Ursache dieser sehr auffälligen Erscheinung ist die verschiedene Lage der Knospen in der Kolonie. Die Knospen können nämlich bei *Plumatella* an zwei verschiedenen Stellen entstehen, entweder am äußersten Ende eines Zweigchens oder in der Achsel einer Verzweigungsstelle. Diese letzteren Knospen — Fig. 34 stellt eine solche dar — sind meist ganz isoliert und können sich frei nach allen Richtungen hin entwickeln; die an der Zweigspitze dagegen stehen in einem dichten Gedränge älterer und jüngerer Knospen, haben keinen Platz zu seitlicher Ausbreitung und wachsen demzufolge sehr stark in die Länge. Der Funiculus einer solchen Knospe muß daher ebenfalls eine gewisse Länge erreichen, bevor er die Wand des Cystids berührt, worauf erst eine Einwanderung erfolgen kann. Bei *Cristatella* haben alle Knospen etwa die gleiche Lage in der Kolonie, und demzufolge findet sich bei dieser Form keine solche Variabilität.

Ein andrer nicht unwichtiger Unterschied betrifft den Vorgang der Einwanderung selbst. Bei *Plumatella* dringen, wie wir schon wissen, die Ectodermzellen durch den ganzen Funiculus bis an seine Ursprungsstelle und füllen ihn schließlich gänzlich aus, die Fig. 28 und 34 zeigen dies zur Genüge. Es findet also hier wirklich ein Eindringen von Ectodermzellen in das Gewebe des Funiculus statt. Bei *Cristatella* scheinen die Verhältnisse bei oberflächlicher Betrachtung ebenso zu liegen. Wenigstens läßt ein Blick auf das untenstehende Schema, welches zwei verschieden alte Statoblastenanlagen nebst ihren Funiculi darstellt, dies vermuten.



Textfig. 2.

Die jüngere Statoblastenanlage (St_1), etwa gleichaltrig wie diejenige der Fig. 9, liegt dicht der Cystidwand ($C.W$) an, die ältere dagegen (St_2) hat sich ein ganzes Stück von der Cystidwand entfernt, so daß es den Eindruck macht, als wären hier die Ectodermzellen tatsächlich noch tiefer in den Funiculus vorgedrungen. Indessen lehrt die genauere Untersuchung, daß hier eine Täuschung vorliegt; denn der eigentliche Funiculus (F_1 und F_2) hört schon beim Punkte *a* auf, und die Entfernung der Statoblastenanlage (St_2) von der Cystidwand ist dadurch zustande gekommen, daß sich sekundär Peritonealzellen der Cystidwand ($C.W$) zwischen diese und den Statoblasten eingeschoben und derart den sogenannten Basalteil (*Bt*) des Funiculus gebildet haben.

Die Richtigkeit dieser Anschauung ist sehr leicht zu beweisen. Die eingewanderten Ectodermzellen schreiten nämlich bereits auf einem Stadium, wo sie noch dicht der Cystidwand ansitzen (z. B. Fig. 9), zur Bildung der sogenannten cystogenen Zellkugel, in einer Weise, die wir später noch genauer besprechen werden. Da nun die fertige Zellkugel selbstverständlich nicht mehr wandern kann, ergibt sich von selbst, daß die späterhin stets eintretende Entfernung der Statoblastenanlage von der Cystidwand nicht durch die aktive Bewegung der Ectodermzellen verursacht sein kann, sondern nur durch die Neubildung des sogenannten Basalteiles durch die Peritonealzellen der Cystidwand.

Ein andrer ebenso augenfälliger Beweis für unsre Behauptung ergibt sich daraus, daß die Funiculi von *Cristatella* proximalwärts von der Statoblastenanlage gewöhnlich so dünn sind, daß eine Einwanderung von Ectodermzellen in sie einfach ausgeschlossen erscheint. Fig. 16 ist hierfür ein sehr gutes Beispiel.

Bei *Cristatella* handelt es sich also nicht um eine eigentliche Einwanderung von Ectodermzellen in den Funiculus, sondern nur um eine Vorstülpung der beiden die Leibeswand bildenden Blätter nach innen gegen die Basis des Funiculus.

Die ganze Sache, die übrigens schon Braem[1] erörtert hat, wäre nun an für sich nicht besonders wichtig, wenn sie nicht, wie ich glaube, ein gewisses Licht auf die phylogenetische Entstehung der Statoblasten werfen würde. Hält man die Vorgänge, wie sie sich bei *Plumatella* abspielen, für das Ursprüngliche, so bleibt alles dunkel; denn es ist nicht zu verstehen, warum bei den Bryozoen der Vorwelt sich eines Tages Ectodermzellen in das Gewebe des Funiculus hätten einbohren sollen. Legt man dagegen die primitiven Verhältnisse zugrunde, die sich bei *Cristatella* finden, so wird meiner Ansicht nach manches verständlicher. Denn es ergibt sich bei genauerem Zusehen, daß die erste Anlage der Statoblasten der Knospenbildung in ihren Anfängen völlig homolog ist. Der Reiz, welcher die Bildung der Statoblasten, beziehungsweise das Vordringen der »einwandernden« Ectodermzellen auslöst, ist wohl ohne Zweifel das Vorwuchern der Peritonealzellen (*Bz*), die, wie wir sahen, dem freien Ende des Funiculus entgegenwuchern und ihn mit der Cystidwand verbinden (Fig. 6 und 7). Ganz ebenso wird die Bildung einer Knospe durch die lebhafteren Teilungen der Mesodermzellen an der betreffenden Stelle eingeleitet. In beiden Fällen erfolgt dann eine Vorwölbung des darüber liegenden Ectodermmaterials. Ich halte also die Statoblastenanlage für eine Knospenanlage, die, wenn ich mich eines kühnen Ausdruckes bedienen darf, durch die Vorgänge bei der Festheftung des Funiculus an die Cystidwand verführt, an einer Stelle entsteht, wo sie sich nicht weiter entwickeln kann. Das Eindringen der Ectodermzellen in die Basis des Funiculus ist also, wenn man will, ein ursprünglich pathologischer Vorgang, der dann zur Bildung eines neuen Fortpflanzungsmittels nutzbringend verwendet worden ist.

---

[1] Braem scheint der Ansicht zu sein, daß es auch bei *Plumatella* eine eigentliche Einwanderung von Ectodermzellen in den Funiculus nicht gibt. Dies ist sicherlich ein Irrtum.

Bei *Cristatella* haben sich also, wenn diese Ansicht richtig ist, infolge der Bildung nur eines Statoblasten in jedem Funiculus sehr primitive Einrichtungen erhalten, während bei *Plumatella* die Bildung zahlreicher Statoblasten und die hierdurch bedingte Entstehung des voluminösen Keimstockes eine Verwischung der ursprünglichen Verhältnisse mit sich brachte.

Nach dieser Abschweifung können wir dazu übergehen, die Schicksale des werdenden Statoblasten nach der Ectodermeinwanderung zu verfolgen. Hier kommen wir nun bald in ein völlig unaufgeklärtes Gebiet. Die Tatsachen, um die es sich hierbei handelt, sind folgende:

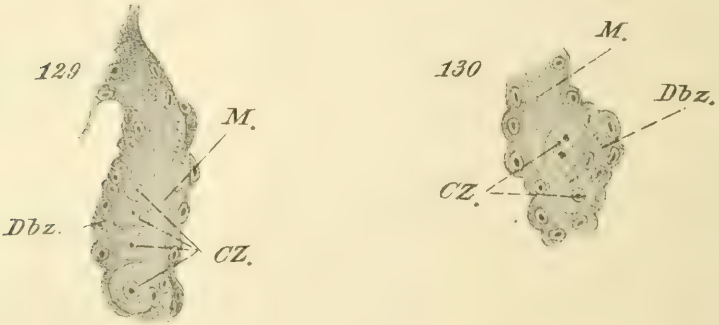
Eins der häufigsten Stadien, in welchem man bei *Cristatella* den jungen Statoblasten antrifft, ist dasjenige, welches die Fig. 17 *a* und *b* wiedergeben. Wir sehen hier, daß der Funiculus an einer Stelle, welche ziemlich nahe der Anheftungsstelle des Funiculus an die Cystidwand liegt, deutlich verdickt ist, und gewahren in dieser Verdickung eine Anzahl radiär zusammengruppierter Zellen, eine Art Zellkugel, die sich von den sie umgebenden Zellen scharf abhebt. Daß diese Zellkugel von den Ectodermzellen herstammt, mit deren Einwanderung wir uns soeben beschäftigt haben, war schon seit Braem klar und ist seitdem von niemand bestritten worden. Stammt aber, und dies ist die prinzipiell wichtige Frage, die uns hier interessiert, diese Zellkugel von einer einzigen dieser Ectodermzellen ab, die sich also dann zu einer Art Morula vermehren würde, oder entsteht sie durch die Gruppierung einer ganzen Anzahl, vielleicht sogar aller eingewanderter Zellen? Nitsche hat sich diese Frage noch gar nicht gestellt, und nachdem Verworn die fragliche Zellkugel fälschlicherweise von einer einzigen Zelle abgeleitet hatte, die im Innern des Funiculus entstehen sollte, wurde man etwas vorsichtig. Braem sagt bei Besprechung eines abnormen, nur aus einer einzigen Zellreihe gebildeten Keimstockes von *Plumatella*: »Dabei wäre es ja immerhin möglich, daß jeder dieser Zellen die cystogene Hälfte eines ganzen Statoblasten entspräche, beweisen läßt es sich nicht einmal für den vorliegenden Fall.« Er läßt also die Frage durchaus unentschieden, wenn man wohl auch zwischen den Zeilen lesen kann, daß er im großen und ganzen die Herkunft der cystogenen Hälfte des Statoblasten (nämlich der besagten Zellkugel) von einer einzigen Zelle für unwahrscheinlich hält.

Oka tritt dafür ein, daß die cystogene Hälfte von mindestens acht ursprünglich getrennten Zellen sich ableitet, ohne aber im einzelnen den Beweis für diese merkwürdige Behauptung anzutreten. Seine Fig. 37 ist mir vollkommen unverständlich geblieben und kann jedenfalls nicht als Beweis gelten.

Rabito bewegt sich ebenfalls nur in theoretischen Betrachtungen, die ihn dazu führen, die Ableitung aus einer einzigen Zelle für wahrscheinlich zu erklären. Der einzige, der wirkliche Beobachtungen ins Feld führt, ist Kraepelin, mit dessen Ausführungen wir uns daher etwas näher beschäftigen müssen. Er schreibt (1892, S. 48): »Die erste wichtigere Frage, welche uns bei der Verfolgung dieses Bildungsmodus sich aufdrängt, ist die, ob die ‚cystogene Schicht‘ einer einzigen Ectodermzelle entstamme, oder ob sie gleich von vornherein als Zellhauf in die Erscheinung trete. Braem wagt diese Frage nach seinen Beobachtungen nicht zu entscheiden, hält aber die erste Alternative immerhin für möglich; ich glaube in bezug auf diesen Punkt einen Schritt weiter gekommen zu sein und die ursprüngliche Einzelligkeit geradezu als Regel aufstellen zu können.«

Sehen wir uns nun die Fig. 129 und 130 (Textfig. 3) etwas näher an, auf die Kraepelin sich beruft. Beides sind Längsschnitte durch das äußere Funiculusende von *Plumatella*, aber, wohlgemerkt, erwachsener oder fast erwachsener Tiere. Junge Funiculi scheint Kraepelin auf ihr Verhalten hin überhaupt nicht untersucht zu haben. Hieraus ergibt sich schon eins, nämlich, daß seine Behauptungen im besten Falle nur für diese alten Funiculi Gültigkeit besitzen können, das heißt, nur für die letzten Statoblasten, die sich in jedem Funiculus bilden. Denn man weiß ja nie, ob sich bei solchen alten Funiculi nicht bereits Degenerationsvorgänge am Keimstock bemerkbar machen, und darum darf man die Resultate, die an ihnen gewonnenen sind, nicht ohne weiteres verallgemeinern.

Ich glaube aber, daß Kraepelin auch für diese späteren Statoblasten einen Beweis für seine Behauptung in keiner Weise erbracht hat. In seinen Fig. 129 und 130 bemerkt man zunächst den Muskelstrang (*M*), welcher den ganzen Funiculus der Länge nach durchzieht, ferner die großen, hellen Zellen (*cz*), die sogenannten cystogenen Zellen, die also nach Kraepelin jede für sich die cystogene Hälfte eines Statoblasten liefern sollen, und schließlich die kleinen, dunkleren Dotterbildungszellen (*Dbz*), welche den andern Komponenten der Statoblasten, die sogenannte Bildungsmasse, aus sich hervorgehen lassen.



Textfig. 3.

Daß durch Fig. 129 ein klarer Beweis für die Ableitung der cystogenen Hälfte von nur einer Zelle noch nicht geliefert ist, gibt Kraepelin selber zu. »Erst wenn wir die Befunde der Fig. 130 hinzunehmen, wird man sich der aufgestellten Behauptung nicht länger entziehen können. Sehen wir doch hier deutlich, wie neben der einen hyalinen Ectodermzelle (*CZ*) noch eine zweite sich bemerkbar macht, deren Kern sich geteilt hat, und um welche bereits die mesodermalen Zellen der künftigen Bildungsmasse (*Dbz*) sich herumzulagern beginnen.« (S. 49, 1892.)

An diesen Fig. 129 und 130 ist nun etwas sehr auffallend. Ich muß zur Klarstellung dieser Verhältnisse etwas vorausgreifen und auf meine Fig. 32 und 36 verweisen, welche ebenfalls Längsschnitte durch zwei Funiculi von *Plumatella* darstellen. Fig. 36 stellt einen Funiculus dar, welcher bereits drei Statoblastenanlagen aufweist, deren zwei älteste schon ziemlich weit entwickelt sind und nur noch durch einen dünnen Halsteil mit dem Funiculus in Verbindung stehen. Denken wir uns nun durch diesen Funiculus in der Höhe des zweiten Statoblasten einen Querschnitt *a*—*b* gelegt, so treffen wir von *a* nach *b* vorschreitend auf folgende Schichten: Erstens auf die Peritonealhülle (*St.Pep*) des Statoblasten, zweitens auf die cystogene Zellkugel (C^1), dann auf die sogenannte Bildungsmasse (*B*) und schließlich auf den Muskelstrang

(*MF*). Genau die gleiche Anordnung treffen wir auch auf dem Querschnitt *a—b* durch den sehr viel jüngeren Funiculus der Fig. 32, bei dem sich erst eine Muskelzelle (*MF*) differenziert hat. Wiederum liegen die Schichten des Funiculus von *a* nach *b* gerechnet in folgender Reihenfolge: Peritonealhülle (*F.Pep*), Keimstock (der cystogenen Hälfte homolog) (*Kst*), Bildungsmasse (*B*), Muskelzelle (*MF*). Bei den Statoblasten von *Plumatella* liegt also immer, dies ist eine unbestreitbare Tatsache, zwischen der cystogenen Hälfte (bzw. dem Keimstock) und der Funiculusmuskulatur die Bildungsmasse. Hier auf Fig. 129 und 130 soll es aber, und dies ist etwas ganz Unmögliches, gerade umgekehrt sein, und sollen die cystogenen Zellen (*CZ*) zwischen den Dotterbildungszellen (*Dbz*) und der Muskulatur (*M*) liegen. An diesen Figuren oder besser an ihrer Interpretation durch Kraepelin stimmt also irgend etwas nicht, ohne daß ich natürlich imstande bin, zu sagen, wo nun der Fehler steckt. Ich möchte aber beinahe vermuten, daß das, was Kraepelin für Ectodermzellen gehalten hat, die Zellen (*CZ*), gar keine gewesen sind, sondern einfach Mesodermzellen, die durch ihre zufällige Größe Kraepelin getäuscht haben. Das nur nebenbei; jedenfalls kann man durch solche Bilder nichts beweisen, am allerwenigsten, daß die cystogene Hälfte des Statoblasten von nur einer einzigen Zelle herstammt.

Ganz abgesehen davon, scheint mir nun aber auch die Lösung, die Kraepelin anstrebt, in theoretischer Hinsicht sehr unwahrscheinlich zu sein. Wenn die cystogene Hälfte stets nur aus einer einzigen Zelle des Keimstockes hervorgehen soll, so setzt dies notwendigerweise voraus, daß diese eine Zelle qualitativ von den übrigen Zellen des Keimstockes verschieden ist. Das ist nun an und für sich schon sehr unwahrscheinlich, da wir für eine derartige Verschiedenheit der Keimstockzellen untereinander auch nicht den geringsten Anhalt finden; dieselben erscheinen vielmehr einander in jeder Hinsicht durchaus gleich. Die Sache wird aber noch viel unwahrscheinlicher, wenn wir folgende Überlegung anstellen.

Wir können es als eine Tatsache hinstellen, wie es oben ausführlich erörtert wurde, daß die Statoblastenanlage durchaus homolog der Knospenanlage ist. Beide entstehen auf genau die gleiche Weise aus den gleichen Geweben des mütterlichen Organismus. Bei *Cristatella* läßt sich sogar nachweisen, daß das Ectoderm sowohl der Knospe als auch der Statoblastenanlage aus dem gleichen Haufen embryonaler Zellen (*Z*) entsteht, der auf Fig. 8 und 9 der Tunica muscularis anliegend im Ectoderm der Cystidwand zu sehen ist. Nun wissen wir genau, daß sich am Aufbau einer Knospe immer viele dieser Ectodermzellen beteiligen, dieselben erweisen sich also in diesem Falle als einander gleichwertig. Wäre also die Auffassung KRAEPELINS richtig, daß in jede Statoblastenanlage nur je eine Ectodermzelle eingeht, die alsdann als verschieden von ihren Schwesterzellen gedacht werden müßte, so müßte man geradezu ein und denselben Ectodermzellen verschiedene Qualitäten zuweisen, je nachdem, ob sie sich am Aufbau einer Knospe oder eines Statoblasten beteiligen.

Meine eignen Beobachtungen haben mich denn auch tatsächlich zu dem direkt entgegengesetzten Ergebnis geführt. Ich darf es heute als endgültig erwiesen erachten, daß sowohl bei *Cristatella* als auch bei *Plumatella* die cystogene Hälfte des Statoblasten immer durch eine Gruppierung einer größeren Zahl getrennter Zellen sich bildet.

Ich halte es für vorteilhafter, beide Arten gesondert zu behandeln und beginne mit *Cristatella*. Ich muß hier jedoch gleich vorausschicken, daß die Untersuchung gerade dieser Art außerordentlich viel Schwierigkeiten bereitet. Die Zahl der in den Funiculus einwandernden Ectodermzellen ist bekanntlich bei *Cristatella* meist sehr gering, und demzufolge vollzieht sich die Umordnung dieser Zellen zu der uns schon bekannten Zellkugel außerordentlich schnell. Man kommt deshalb fast immer zu spät und findet bereits die fertige Zellkugel vor, die keinen Aufschluß mehr gibt. Hin und wieder findet man wohl auch einen Funiculus, der die Einwanderung schon hinter sich hat und bei dem es noch nicht zur Ausbildung einer Zellkugel gekommen ist; diese Stadien sind aber meistenteils so unklar wegen der unregelmäßigen Anordnung der Ectodermzellen, daß man auch aus ihnen nichts Sicheres entnehmen kann. Die Mißerfolge, die meine Vorgänger auf diesem Gebiete gehabt haben, sind daher sehr verständlich, und auch mir wollte es zuerst nicht besser gelingen. Ich war daher schon nahe daran, den Mut zu verlieren und die Lösung dieser Frage einem Späteren zu überlassen, als mir plötzlich und ganz zufällig eine Kolonie in die Hände fiel, bei der alle diese Verhältnisse eine besondere Klarheit aufwiesen. Es war ein ganz besonders robustes Exemplar einer Cristatellenkolonie, das mir zu diesem Erfolge verhalf. Das äußere Epithel erschien höher als bei andern Kolonien, die Knospen standen sehr dicht beieinander, die Funiculi waren dicker, als ich es sonst getroffen habe, und, was uns hier am meisten interessiert, es erwies sich, daß sehr viel mehr Ectodermzellen in den Funiculus eingewandert waren, als es sonst der Fall ist. Dieser letzte Punkt erleichterte nun die Untersuchung ganz wesentlich, denn die Umordnung zur Zellkugel läßt sich bei so zahlreichen eingewanderten Zellen selbstverständlich viel leichter verfolgen als bei den wenigen Zellen, die man gewöhnlich in den Funiculi antrifft. Die Fig. 10—14, die wir uns nun näher ansehen wollen, stammen alle fünf von dieser einen Kolonie.

In Fig. 10 sehen wir die Basis eines Funiculus kurz nach erfolgter Einwanderung des Ectoderms (*E.Z*). Es werden schätzungsweise etwa 30 Zellen sein, die aus dem Ectoderm, das hier weggelassen ist, in das Gewebe des Funiculus eingedrungen sind. Sie sind von den Mesodermzellen des Funiculus durch eine Kontur getrennt, die sich bis zur Körpermuskelschicht (*T*) deutlich verfolgen läßt. Irgend eine besondere Anordnung zeigen die eingewanderten Zellen in diesem Stadium noch nicht. Auf der Fig. 11 hat sich aber bereits eine sehr wesentliche Veränderung vollzogen. Da, wo die Ectodermzellen am tiefsten in den Funiculus vorgedrungen sind, haben sie begonnen, sich deutlich radiär zu gruppieren. Es hat sich an dieser Stelle eine birnförmige Anschwellung mit einem kleinen Hohlraum in der Mitte gebildet, während weiter basalwärts die Schicht der eingewanderten Zellen merklich an Dicke abgenommen hat, offenbar weil ein Teil des früher dort vorhandenen Zellmaterials tiefer nach innen gewandert ist, um sich an der Bildung der Hohlkugel zu beteiligen. Die folgenden Figuren (12—14) zeigen ganz analoge Verhältnisse, so daß es kaum einen Zweck hat, sie im einzelnen zu beschreiben. In Fig. 12, die vielleicht ein etwas jüngeres Stadium zeigt wie Fig. 11 — es ist dies sehr schwer zu entscheiden —, sehen wir eine ganz außerordentliche Menge eingewanderter Ectodermzellen im Innern des Funiculus. Außerdem beobachten wir drei deutliche Zellteilungen, welche beweisen, daß sich das Ectodermmaterial auch nach der Einwanderung noch reichlich vermehrt. Die absonderliche Krümmung, die dieser Funiculus aufweist, war durch besondere Nebenumstände rein mechanischer Natur bedingt und ist etwas durchaus Gleichgültiges. In den Fig. 13 und 14 endlich ist die Zellkugel oder die sogenannte cystogene Hälfte des Statoblasten bereits so gut wie völlig von den übrigen eingewanderten Zellen abgeschnürt.

Mit diesen Bildern ist nun, wie ich meine, bereits alles bewiesen. Daß die Hohlkugeln, deren Entstehung wir auf ihnen beobachten, nicht etwa durch wiederholte Zellteilungen aus einer einzigen Zelle entstanden sein können, ergibt sich, wie ich glaube, aus der Konstellation der Zellen ganz von selbst. Die Hohlkugeln können sich vielmehr nur durch eine Gruppierung der innersten der eingewanderten Zellen bilden, die einfach dadurch zustande kommt, daß diese Zellen samt und sonders centrifugal nach außen sich drängen, bis die Schicht der sie umgebenden Mesodermzellen ihnen Halt gebietet.

Es wäre aber immerhin sehr mißlich, wenn sich unser ganzer Beweis nur auf diese wenigen Stadien einer einzigen Kolonie stützen müßte. Ich werde daher im folgenden versuchen, einige weitere Argumente für die hier vertretene Behauptung anzuführen, Argumente, die zwar für sich allein nicht genügend beweisend wären, die aber als Hilfsbeweise zur Unterstützung des Hauptbeweises das ihrige beitragen mögen.

Zunächst möchte ich zeigen, daß es in extrem günstigen, freilich sehr seltenen Fällen möglich ist, auch an normalen Funiculi mit nur wenigen eingewanderten Ectodermzellen die Entstehung der cystogenen Zellkugeln durch eine Gruppierung ursprünglich getrennter Zellen nachzuweisen. In Fig. 15 sehen wir die Basis eines jungen Funiculus mit nur sechs im Schnitt getroffenen eingewanderten Zellen. Sie haben sich bereits deutlich um ein Centrum herumgruppiert, doch beweist, wie ich glaube, die langgestreckte, spitz auslaufende Form der beiden äußersten der sechs Zellen, daß wir eine Morula nicht vor uns haben können. Bei einer solchen könnten derartige spitze Zellen sicherlich nicht auftreten; die merkwürdige Form ist vielmehr nur so zu erklären, daß diese beiden Zellen als letzte vom Ectoderm aus eingewandert sind und ihre endgültige Form noch nicht angenommen haben. Sie werden in der Folgezeit sicherlich ihre spitzen Enden einziehen, und derart wird dann das Ganze in eine Form übergehen, wie sie die Fig. 17 *a* und *b* zeigen.

Ein weiterer Beweis für unsre Behauptung oder besser ein Argument ergibt sich aus einer Betrachtung, zu der ich etwas weiter ausholen muß. In den Fig. 12—14 sehen wir, daß nicht alle eingewanderten Ectodermzellen zur Bildung der Hohlkugel verwandt werden, manche werden vielmehr von ihr abgeschnürt. Wir beobachten deren in Fig. 14 eine ganze Anzahl, in Fig. 13 nur eine, in Fig. 11 und 12 werden voraussichtlich ziemlich viele diesem Schicksale verfallen. Was wird aus diesen Zellen? Die Antwort lautet: nichts. Ein zweiter Statoblast, wie man vielleicht annehmen könnte, bildet sich auch in so extremen Fällen, wie in Fig. 12 oder 14 bei *Cristatella* nie. Die Zellen bleiben im Basalteil liegen, wo man sie häufig genug auch in älteren Funiculi sehen kann. Auch **Braem** hat dies Verhalten beobachtet, das aber nicht etwa die Regel darstellt. Nach meinen Beobachtungen ist es vielmehr nur eine seltene Ausnahme, wenn derartige Zellen übrig bleiben; in den allermeisten Fällen gehen sämtliche eingewanderte Ectodermzellen in den Bestand des Statoblasten ein, und es ist dann in einem solchen Funiculus außer der Zellkugel der cystogenen Hälfte nicht das mindeste mehr von Ectodermzellen zu erblicken. Hieraus ergibt sich nun ein indirekter Beweis der hier vertretenen Behauptung, daß die cystogene Hälfte des Statoblasten aus einer Gruppierung mehrerer ursprünglich getrennter Zellen hervorgeht.

Denn wenn in der Mehrzahl der Fälle alle eingewanderten Zellen zur Bildung der Zellkugel der cystogenen Hälfte verwendet werden, so müßte, gesetzt, daß diese Zellkugel von nur einer einzigen Zelle herstammt, logischerweise in der Mehrzahl der Fälle auch nur eine einzige Ectodermzelle in den Funiculus einwandern. Davon ist aber weder früher jemals die Rede gewesen, noch habe ich selbst jemals die Einwanderung einer einzigen Zelle beobachten können. Im Gegenteil, wenn man einen Funiculus bei der Einwanderung oder kurz nachher überrascht, und diese letzteren Fälle sind immerhin nicht selten, zeigt es sich stets, daß mehrere Ectodermzellen, sechs, acht oder etwa zehn, sich an diesem Vorgang beteiligen. Das äußerste Extrem, das ich gefunden habe, ist in Fig. 19 dargestellt. Hier waren nur drei, höchstens vier Zellen eingewandert.

Wir verlassen nun *Cristatella*, in der Hoffnung, den Beweis in der nötigen Schärfe erbracht zu haben, und wenden uns *Plumatella* zu.

Ich will hier gleich vorausschicken, daß ich bei der Behandlung dieses Objekts in den entgegengesetzten Fehler gefallen bin wie KRAEPELIN. Dieser Forscher hat, wie wir schon wissen, seinerzeit nur erwachsene oder fast erwachsene Funiculi untersucht, beziehungsweise nur die Bildung der letzten Statoblasten, die sich in einem Funiculus bilden. Ich umgekehrt nur die jungen Funiculi, gewöhnlich nur die Anlage der ersten zwei Statoblasten. Ich tat dies nur aus technischen Rücksichten. Die jungen Funiculi sind viel leichter zu behandeln wie die älteren; so ist bei ihnen, um nur eins hervorzuheben, der Keimstock noch nicht spiralig aufgewunden, was bei der Untersuchung der älteren so sehr störend wirkt, sie lassen sich daher viel leichter orientieren. Ich hoffe aber auch, daß in theoretischer Hinsicht mein Fehler nicht so sehr ins Gewicht fällt, beziehungsweise, daß es kein Fehler ist. Wenn es gelingt, bei den jungen Funiculi — d. h. bei den ersten sich bildenden Statoblasten — irgend einen bestimmten Entwicklungsmodus als Regel aufzustellen, so muß man diesen notwendigerweise auch für die älteren Funiculi, will sagen die späteren Statoblasten, gelten lassen, beziehungsweise man muß etwaige Abweichungen als Altersanomalien auffassen, die kein besonderes Interesse beanspruchen dürfen, während man umgekehrt die Befunde an solchen älteren

Funiculi unmöglich ohne weiteres als die Norm hinstellen darf, weil man eben nie weiß, ob der Keimstock nicht bereits geschwächt ist.

Was bei *Cristatella* die Ausnahme ist, ist bei *Plumatella* die ausnahmenlose Regel. Der Keimstock enthält immer viel mehr Zellen, als zu einem Statoblasten nötig sind, und dementsprechend bilden sich dann auch in jedem Funiculus eine ganze Reihe Statoblasten, oft zehn oder mehr. Dies bietet bei der Untersuchung nicht zu unterschätzende Vorteile, da man so mehr Aussicht hat, die Abschnürung der cystogenen Hälfte eines Statoblasten vom Keimstock zu beobachten. Tatsächlich ist es denn auch bei *Plumatella* wesentlich leichter als bei *Cristatella*, die uns hier interessierende Frage zur Entscheidung zu bringen. Im übrigen zeigt, wie nicht anders zu erwarten, *Plumatella* genau die gleichen Verhältnisse wie *Cristatella*, und können wir daher bei der Besprechung der Figuren etwas summarisch verfahren[1].

Auf Fig. 28 sehen wir zunächst einen jungen Funiculus kurz nach Beendigung der Einwanderung des Ectoderms. Er ist bis an sein Innenende mit Ectodermzellen vollgefüllt, die indessen noch keinerlei bemerkenswerte Anordnung aufweisen. Dagegen zeigt schon die nächste Figur (29) und die vier folgenden genau den gleichen Prozeß, den wir schon von *Cristatella* her kennen. Wir sehen nämlich auch hier, daß die am tiefsten vorgedrungenen der eingewanderten Zellen sich radiär gruppieren, eventuell unter Bildung eines Hohlraumes in ihrer Mitte, um sich schließlich als die uns schon bekannte Hohlkugel vom übrigen Keimstock abzuschnüren. Auf den Fig. 29—31 beobachten wir die Bildung des ersten Statoblasten, auf Fig. 32 und 33 die des zweiten. Die Beweiskraft dieser Bilder ist nun allerdings sehr verschieden. Auf Fig. 33 zum Beispiel ist die cystogene Hälfte des jüngeren Statoblasten, die Zellkugel *C*, bereits völlig vom Keimstock (*Kst*) abgeschnürt. Dieses Bild beweist also gar nichts, es könnte mit demselben Recht dahin gedeutet werden, daß sich die Zellkugel aus einer einzigen Zelle des Keimstockes durch wiederholte Teilungen gebildet habe. Nicht viel besser steht es mit den Fig. 30 und 32. Auf beiden hängt zwar die Zellkugel noch unmittelbar mit dem Keimstock zusammen, sie ist aber in ihrer Bildung doch schon so weit vorgeschritten, daß, wer Skeptiker ist, immer noch die Existenz einer Morula herauslesen könnte. Aus diesem Grunde sind mir die beiden übrig bleibenden Fig. 29 und 31 besonders wertvoll, bei denen eine derartige Auslegung durchaus unmöglich ist.

---

[1] Die Funiculi der Fig. 29 und 30 besitzen einen etwas andern Habitus, wie die der folgenden drei Figuren. Sie stammen nämlich von der Spitze eines Zweigchens, während die Fig. 31—33 Funiculi darstellen, die in der Achsel einer Verzweigungsstelle entstanden sind. Es wurde dies genauer auf S. 23 erörtert.

Auf Fig. 29 ist der Prozeß der radiären Einstellung der innersten Zellen des Keimstockes erst in den frühesten Anfängen begriffen. Es ist erst zur Bildung einer Halbkugel gekommen, welche direkt auf dem im übrigen noch völlig ungeordneten Keimstock aufsitzt und derart, wie ich meine, ihre Entstehungsweise durch Gruppierung vieler einzelner Zellen aufs deutlichste dokumentiert. Auf Fig. 31 endlich haben sich die Zellen bis sehr weit nach außen radiär eingestellt, so daß ein ziemlich unregelmäßiges Gebilde resultiert. Hier dürfte nun, wie ich glaube, auch der größte Skeptiker nicht mehr imstande sein, die Entstehung der cystogenen Hohlkugel des ersten Statoblasten, in welche sich der radiär eingestellte Zellkomplex sicherlich sehr bald verwandeln wird, aus einer einzigen Zelle anzunehmen. Dieses Bild ist weitaus das klarste, und ich hoffe, damit auch für *Plumatella* die Bildung der cystogenen Hälfte der Statoblasten in genügender Weise klargestellt zu haben.

Es bleibt jetzt nur noch übrig, die Entstehung der sogenannten Bildungsmasse zu erörtern, aus der später der Dotter der Statoblasten sowie das Mesoderm des jungen Individuums wird, das sich im Statoblasten entwickelt. Die älteren Forscher, z. B. NITSCHE und VERWORN, hatten bekanntermaßen geglaubt, daß der Statoblast ursprünglich nur aus einer einzigen Art von Zellen bestände und erst sekundär in die zwei getrennten Komponenten, in die cystogene Hälfte und die sogenannte Bildungsmasse zerfallen sollte. Dies wurde aber schon frühzeitig als Irrtum erkannt, und seitdem besteht in diesem Punkte eine erfreuliche Übereinstimmung sämtlicher Forscher: Die Bildungsmasse entsteht aus den Mesodermzellen, welche die cystogene Hälfte des Statoblasten umgeben. Nur OKA ist wieder zur alten Anschauung NITSCHES zurückgekehrt und behauptet von neuem die ursprüngliche Einheitlichkeit der Statoblasten; da er aber einen Beweis hierfür in keiner Weise erbracht hat, halte ich es für überflüssig, darauf näher einzugehen.

Meine eignen Untersuchungen haben mich nun gleichfalls, wie nicht anders zu erwarten, zu dem Ergebnis geführt, daß die Bildungsmasse rein mesodermalen Ursprunges ist. Ein strenger Beweis ist freilich in dieser Angelegenheit nicht leicht zu führen. An und für sich wäre ja dreierlei möglich: Die Bildungsmasse könnte nämlich ectodermaler, mesodermaler oder gemischter Herkunft sein. Der ganze Beweis stützt sich nun darauf, und es ist leider gar nicht möglich, ihn in andrer Weise zu führen, daß es niemals gelingt, einen Übertritt von Zellen aus dem Verbande der cystogenen Hälfte in die Bildungsmasse nachzuweisen. Ich habe jedenfalls nie etwas derartiges gesehen, obgleich ich sehr viel Zeit und Mühe gerade auf diesen Punkt verwandt habe. Demnach bleibt nichts andres übrig als die Annahme, daß die Bildungsmasse lediglich mesodermalen Ursprunges ist. Ein solch rein negativer Beweis ist nun freilich immer etwas recht mißliches; man muß aber anderseits zugeben, daß die Beteiligung von Ectodermzellen an der Bildung des Dotters von vornherein wenig wahrscheinlich wäre.

Im einzelnen wäre etwa noch folgendes über die Entstehung der Bildungsmasse (B) zu sagen. Bei *Cristatella* werden die ersten Anfänge ihrer Entstehung bemerkbar, wenn sich die cystogene Zellkugel eben formiert hat oder schon wenig vorher. Wir sehen in den Fig. 13, 14 und besonders in 17 nach innen von der cystogenen Zellkugel Mesodermzellen in mehreren Schichten liegen, wahrscheinlich sind hier bereits einige Zellteilungen vor sich gegangen. Dieses Zellmaterial teilt sich nun sehr schnell weiter, und es kommt so sehr bald zu Bildern, wie Fig. 18 eins zeigt. Auf dieser Figur sehen wir auch bereits, daß der aus der cystogenen Hälfte (C) und der Bildungsmasse (B) bestehende Statoblast von einem besonderen Epithel umhüllt ist, von dem auf Fig. 17 noch nichts wahrzunehmen war. Es entsteht offenbar durch die rapide Zellvermehrung und die hierdurch bedingte Volumenzunahme im Innern der Bildungsmasse. Die an der Oberfläche liegenden Zellen werden hierdurch einem von innen wirkenden sehr starken Druck ausgesetzt, unter dessen Einfluß sie sich schließlich völlig abplatten.

Schließlich sei an dieser Stelle noch die seltsame Beobachtung erwähnt, welche durch Fig. 20 illustriert wird. Manche Statoblasten von *Cristatella* — besonders solche von der hier gezeichneten Größenordnung — und die angrenzenden Teile des Funiculus sind von einem Mantel lockerer Zellen umgeben. An älteren Statoblasten habe ich dies nicht wahrgenommen und auch bei den mittleren, wie in Fig. 20, ist es keineswegs immer zu sehen. Über die Herkunft und die Bedeutung dieser Zellen bin ich mir nicht klar geworden, möchte aber nicht verfehlen, auf sie hinzuweisen.

Bei *Plumatella* beginnt die Bildungsmasse ebenfalls etwa dann zu entstehen, wenn der erste Statoblast sich vom Keimstock abschnürt. Sie bildet sich immer auf derjenigen Seite des Funiculus, welche der Knospe zugekehrt ist, und zwar zunächst neben dem inneren Ende der eingewanderten Ectodermmasse. Auf Fig. 31 beginnt an dieser

Stelle das den Keimstock umhüllende sonst überall einschichtige Mesoderm des Funiculus zweischichtig zu werden. Auf den Fig. 32 und 33 ist die Bildungsmasse dagegen schon bedeutend entwickelt. Sie erstreckt sich längs des ganzen Keimstockes bis in die Nähe der Anheftungsstelle des Funiculus an die Cystidwand und hat sich außerdem zwischen den Keimstock und die von demselben abgelösten cystogenen Zellkugeln eingeschoben. Diese sehr starke Entwicklung der Bildungsmasse hat zur Folge, daß sich bei *Plumatella* die Anlage der späteren Statoblasten in einer von der Anlage des ersten etwas abweichenden Weise vollzieht. Denn während beim ersten Statoblasten genau wie bei *Cristatella* erst die Bildung der cystogenen Zellkugel der Anlaß zur Entstehung der Bildungsmasse ist, finden die weiteren sich vom Keimstock ablösenden cystogenen Zellkugeln bereits die ihnen zur Weiterentwicklung nötige Bildungsmasse fertig vor, und es ist dann nur noch erforderlich, daß zusammen mit je einer cystogenen Zellkugel eine Portion dieser Zellen der Bildungsmasse abgeschnürt wird, damit eine völlige Statoblastenanlage entstehe. Die Bedeutung dieser Einrichtung liegt auf der Hand. Die Zeit, welche zur Anlage des einzelnen Statoblasten notwendig ist, wird durch sie wesentlich reduziert, und dies erscheint sehr wichtig, wenn man bedenkt, daß ein einziger Funiculus im Laufe eines Sommers oft ein Dutzend Statoblasten hervorbringen muß.

Auf den Fig. 32 und 33 ist ferner bereits ein Peritonealepithel (*F.Pep*) zu sehen, das sich von der Bildungsmasse (*B*) scharf abhebt und offenbar in der gleichen Weise entstanden ist, wie wir es bei *Cristatella* gesehen haben.

Endlich können wir an dieser Stelle einen Blick auf die Entstehung der Funiculusmuskulatur werfen, die wir bei Besprechung der Bildung des Funiculus nur kurz erwähnen konnten. Die Entstehung dieser Muskeln, die bei *Cristatella* bekanntlich gänzlich fehlen, ist bisher noch nie direkt beobachtet worden. Es freut mich daher, auf Fig. 32 ein Stadium zeigen zu können, auf welchem erst eine einzige Muskelzelle (*MF*) entstanden ist. Sie befindet sich zwischen dem Peritonealepithel (*F.Pep*) und der Bildungsmasse (*B*) und erweist so auf das deutlichste ihre Abstammung vom Mesoderm. Es ist notwendig, dies zu betonen, weil Braem und Kraepelin auch in dieser Frage verschiedener Meinung sind. Während Braem und auch Davenport der Ansicht sind, daß die gesamte Muskulatur des Bryozoenkörpers mesodermalen Ursprunges ist, behauptet Kraepelin, daß dieselbe vom Ectoderm stamme, und er leitet auch die Muskulatur des Funiculus von denjenigen

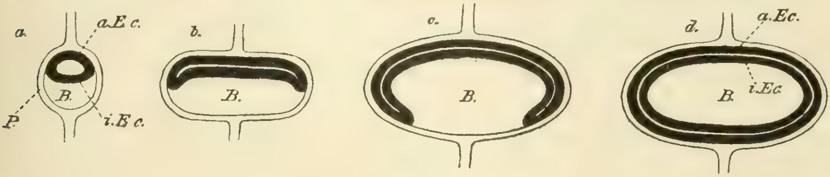
Ectodermzellen ab, die nach seinen Beobachtungen von der Knospe her in den Funiculus einwandern und das Ectodermmaterial für die Statoblasten liefern sollten (vgl. S. 17).

Fig. 36 schließlich stellt einen Funiculus dar, der bereits alles in typischer Weise zeigt, was einen ausgebildeten Funiculus von *Plumatella* kennzeichnet. Zwei Statoblasten (*C′* u. *C″*) haben sich schon von dem muskulösen Hauptstrang des Funiculus abgeschnürt und sind nur noch durch einen dünnen Stiel mit ihm verbunden, während der dritte (*C*) sich gerade abzuschnüren beginnt. Er besitzt noch keine gesonderte cystogene Zellkugel, vielmehr bemerkt man an seiner Peripherie einen Teil des ursprünglichen Keimstockes (*Kst*), der schräg getroffen ist, und den man sich oberhalb der Schnittebene schräg nach außen ziehend bis in die Nähe der Funiculusbasis verlängert denken muß. Die Verdickung, die im basalen Teil des Funiculus rechts vom Muskelstrang (*MF*) zu sehen ist, bin ich geneigt als Zellen der Bildungsmasse zu deuten.

V. Die Weiterentwicklung der Statoblasten.

Die Entstehung der verschiedenen Komponenten, welche den Statoblasten zusammensetzen, wurde, wie ich glaube, im vorangegangenen Teil der Arbeit in genügender und einigermaßen erschöpfender Weise behandelt. Die weitere Entwicklung, welche zur Ausbildung des fertigen Statoblasten führt, darf im allgemeinen als bekannt gelten. Wenn ich mir trotzdem erlaube, auch diese Verhältnisse nochmals ausführlich zu erörtern, so liegt dies daran, daß eine völlig einwandfreie Schilderung derselben trotz zahlreicher Untersuchungen noch immer nicht existiert, was um so auffallender ist, als die älteren Statoblasten bereits recht voluminöse Gebilde sind, deren Behandlung keine wesentlichen Schwierigkeiten mehr bereitet. Ich wähle zur folgenden Darstellung den Statoblasten von *Cristatella*, welcher etwas komplizierter gebaut ist als derjenige von *Plumatella*, anderseits aber auch alles zeigt, was man bei *Plumatella* sehen kann.

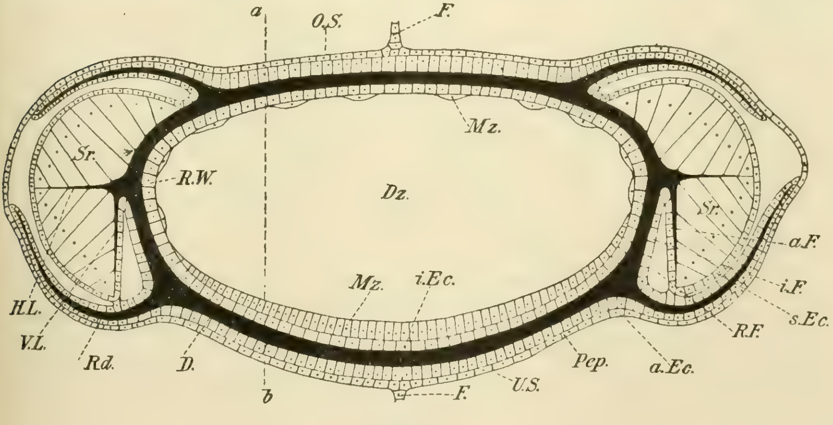
Die weitere Entwicklung wird in der Hauptsache charakterisiert durch die Umwachsung der Bildungsmasse durch die cystogene Hälfte. Die vier nebenstehenden, stark schematischen Zeichnungen (Textfig. 4) mögen diesen Vorgang erläutern. Die cystogene Hälfte ist schwarz gezeichnet. Fig. *a* entspricht der Fig. 18 auf Taf. XX. Auf den weiteren drei Figuren sehen wir, wie die cystogene Hälfte zu einer flachen zweiblätterigen Scheibe wird und schließlich die Bildungsmasse (*B*) umwächst, derart, daß beim erwachsenen Statoblasten (*d*) die inzwischen größtenteils in Dotter verwandelte Bildungsmasse von einer doppelten Schicht von Ectodermzellen umgeben ist. Von diesen zwei Schichten liefert die innere das Ectoderm des zukünftigen Individuums, die äußere dagegen scheidet die Chitinhülle ab und liefert den gesamten Schwimmapparat, welcher für die Statoblasten so charakteristisch ist.



Textfig. 4.

Umwachsung der Bildungsmasse durch die cystogene Hälfte. *a.Ec*, äußeres, *i.Ec*, inneres Blatt der cystogenen Hälfte; *B*, Bildungsmasse; *P*, Peritonealepithel.

Nachdem dies vorangeschickt ist, wollen wir uns den Bau des erwachsenen Statoblasten an der etwas weniger schematischen Textfig. 5, welche den axialen Durchschnitt eines solchen darstellt, genauer betrachten, was zur Erleichterung des Verständnisses der später im einzelnen zu besprechenden teilweise komplizierten Vorgänge durchaus notwendig erscheint.



Textfig. 5.

Schema eines ausgebildeten Statoblasten. *D*, Discus; *Dz*, Dotterzellen (nicht eingezeichnet); *a.Ec*, äußeres Ectodermblatt der cystogenen Hälfte; *i.Ec*, inneres Blatt: *s.Ec*, sekundäres Ectodermepithel; *R.F*, Ringfalte; *a.F*, äußeres, *i.F*, inneres Faltenepithel; *F*, Funiculus; *H.L*, Horizontallamelle; *V.L*, Vertikallamelle; *Mz*, Mesodermzellen; *Pep*, Peritonealepithel; *Rd*, Randdornen; *Sr*, Schwimmring; *R.W*, Ringwulst; *O.S*, Oberseite; *U.S*, Unterseite der Statoblasten.

Der erwachsene Statoblast ist ein linsenförmiges Gebilde, an welchem man nach der Orientierung, die er beim Schwimmen einnimmt, eine flache Oberseite (*O.S*) und eine stärker gewölbte Unterseite (*U.S*) unterscheiden kann. Das Auffallendste an ihm ist der mächtige »Discus« (*D*), die Schale, welche von der vorhin erwähnten äußeren Ectodermschicht (*a.Ec*) nach innen abgeschieden wird, und die zum Aufbau des künftigen Organismus nötigen Bestandteile, die innere Ectodermschicht (*i.Ec*) und die Dotterzellen (*Dz*) nebst einigen nicht in Dotter verwandelten Mesodermzellen (*Mz*) umschließt. Die äußere Ectodermschicht (*a.Ec*), welche den Discus abgeschieden hat, liegt auf der Ober- und der Unterseite des Statoblasten dem Discus dicht auf, umhüllt ferner die Randdornen (*Rd*) und erscheint schließlich in Gestalt der voluminösen Zellen des äquatorialen Schwimmringes (*Sr*) wieder, die man auf beiden Seiten des Durchschnittes bemerkt, und die, mit Gas gefüllt, dem Ganzen das Schwimmen auf dem Wasser ermöglichen. Im Bereich des Schwimmringes kann man als Teile der Statoblastenschale noch den äquatorialen Ringwulst (*R.W*), die Horizontallamelle (*H.L*) und die Vertikallamelle (*V.L*) unterscheiden. Zwischen letzterer und dem Discus liegt die sogenannte Ringfalte (*R.F*), in welcher zwei Epithellagen, das innere und das äußere Faltenepithel (*iF*) und (*aF*) bemerkbar sind. Der Schwimmring (*Sr*) ist nach außen von dem sogenannten sekundären Ectodermepithel (*s.Ec*) umhüllt. Die äußerste Zellschicht (*Pep*) endlich, welche den ganzen Statoblasten umgibt, erkennen wir unschwer als die Peritonealhülle wieder, die schon an den jungen Statoblasten, zum Beispiel dem der Fig. 18 Taf. XX, zu sehen war. Nach dieser allgemeinen Orientierung können wir uns der Schilderung der Einzelheiten in der Entwicklung des Statoblasten zuwenden.

Über die Umwandlung der Mesodermzellen, aus denen sich die Bildungsmasse der jüngeren Statoblasten zusammensetzt, in die Dottermasse, welche man beim erwachsenen antrifft, vermag ich nichts Neues mitzuteilen. Auch diese Frage ist in recht verschiedener Weise beantwortet worden. Nach NITSCHE sollten die Kerne der Zellen der Bildungsmasse verschwinden und der Zellinhalt sich in lauter kleine, stark lichtbrechende Körner umwandeln. VERWORN behauptete dagegen, daß sich die Kerne selbst in die Dottermasse verwandeln. Diese zwei Auffassungen erwiesen sich indessen als unrichtig. Erst BRAEM und KRAEPELIN vermochten den Sachverhalt aufzuklären. KRAEPELIN, dessen Schilderung wir folgen wollen, schrieb 1892 (S. 52): »Die anfangs rundlichen oder eckigen Zellen dieser Bildungsmasse werden im weiteren Verlaufe der Entwicklung spindelförmig, und während die Zellkerne ihre unveränderte Gestalt behalten, zerfällt das Plasma in eine große Zahl kleiner rundlicher Dotterkügelchen, wobei allmählich die Zellgrenzen sich mehr und mehr verwischen und nur noch eine Zeitlang als vertikale Spalten oder kanalförmige Lückenräume angedeutet sind. Der fertige Statoblast erscheint schließlich, abgesehen von der peripherischen, der Chitinschale dicht anliegenden Ectodermschicht, von einer durchaus homogenen Masse zahlloser Dotterkügelchen erfüllt, in welcher lediglich nackte Zellkerne in ziemlich gleichen Zwischenräumen eingelagert sind.«

Dieser Schilderung, mit welcher auch die Beobachtungen Braems übereinstimmen, vermag ich mich nur anzuschließen. Es werden aber bekanntlich nicht alle Mesodermzellen in Dottermasse verwandelt; ein Teil derselben, welcher später das Mesoderm des jungen Tieres liefert, bleibt vielmehr unverändert. Auch hinsichtlich dieser Zellen (*Mz*) habe ich den Bemerkungen Braems und Kraepelins nichts hinzuzusetzen. Sie liegen der inneren Ectodermschicht (*i.Ec*) an, wahrscheinlich über die ganze Peripherie der Dottermasse verteilt. Besonders zahlreich sind sie, ein höheres Epithel bildend, auf der Unterseite des Statoblasten anzutreffen. Solange dieser noch jünger ist und die cystogene Hälfte die Bildungsmasse noch nicht völlig umwachsen hat, grenzen die Mesodermzellen an dieser Stelle direkt an die Peritonealhülle und sollen nach Kraepelin dem Schutze der Dottermasse dienen, dieselbe fester nach außen abgrenzend, als es dem Peritonealhäutchen allein möglich wäre.

Die Entwicklung der Chitinhüllen, der wir uns jetzt zuwenden wollen, soll durch die Fig. 37—43 erläutert werden. Dieselben stellen je einen Teil eines Radialschnittes durch verschieden alte Statoblasten von *Cristatella* dar und zwar etwa denjenigen Teil, der sich bei Textfig. 5 links der vertikalen Linie *a—b* befindet. Die Innenmasse des Statoblasten ist weggelassen.

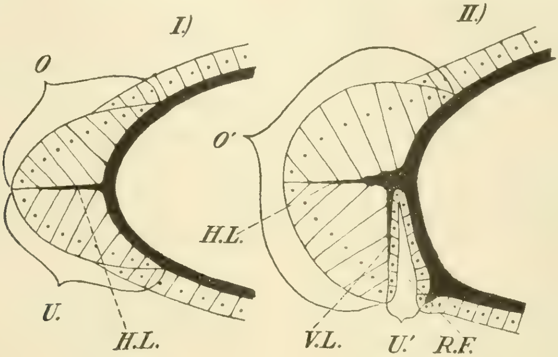
Über die Entstehung des Discus ist nicht mehr viel zu sagen. Er wird, wie schon erwähnt, vom äußeren Ectodermblatt der cystogenen Hälfte nach innen abgeschieden und entsteht, zunächst als ein feines Häutchen, etwa auf einem Stadium, wo die cystogene Hälfte bei ihrer Umwachsung der Bildungsmasse gerade die Unterseite des Statoblasten erreicht hat. Später wächst er sehr schnell in die Dicke, so daß er beim erwachsenen Statoblasten sehr ansehnlich ist. Ungefähr um dieselbe Zeit wie der Discus wird auch der Schwimmring angelegt. Schon auf Fig. 37 bemerken wir, daß die beiden Blätter der cystogenen Hälfte, die früher einander durchaus gleich waren, recht verschieden geworden sind. Das innere Blatt (*i.Ec*) besteht aus kleinen kubischen Zellen und bleibt auch während der ganzen weiteren Entwicklung so, wie ich gleich hier erwähnen will; das äußere Blatt (*a.Ec*) dagegen ist zu einem Cylinderepithel ausgewachsen, dessen Zellen besonders am Äquator sehr hoch sind. Außerdem bemerken wir, daß sich der Discus in der Äquatorialgegend auffallend verdickt hat, es bildet sich hier der sogenannte äquatoriale Ringwulst (*R.W*) aus, dadurch, daß die an dieser Stelle stehenden Zellen der äußeren Ectodermlage an ihrer Basis sehr viel mehr Chitin ausscheiden, als die andern. Der zunächst sichtbare Erfolg der Wulstbildung ist, daß sich die Zellen um den Wulst herum fächerförmig gruppieren. Indem nun diese in der nächsten Periode sehr stark besonders in die Breite wachsen, rücken die ober- und unterhalb der Äquatorialebene gelegenen Zellen auf diesen Wulst hinauf, gleiten schließlich über ihn hinweg und richten sich gegeneinander auf (Fig. 38—39). Sie kommen so mit ihren Basalflächen gegeneinander zu stehen und scheiden hierauf als Fortsetzung des Ringwulstes eine gemeinsame, horizontal um den ganzen Statoblasten herumziehende Horizontallamelle (*H.L*) aus, welche den Schwimmring, der auf diese Weise angelegt ist, in eine obere und eine untere Hälfte teilt. Das Wachstum der Schwimmringzellen ist sehr stark, wie ein Vergleich der Fig. 37 und 43 ergibt. Was aus ihnen im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird, wollen wir später sehen.

Der beschriebene Prozeß der Schwimmringbildung ist schon längst bekannt und wurde von allen Forschern seit Nitsche in der gleichen Weise gedeutet.

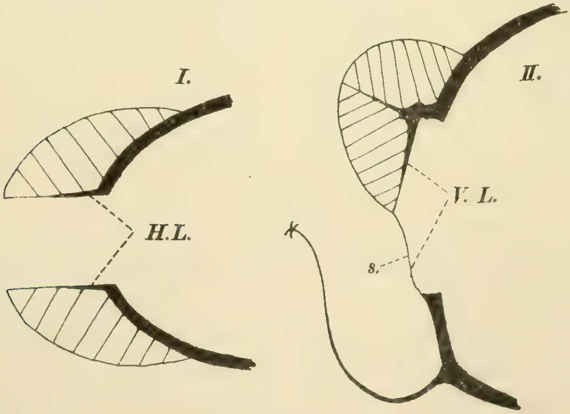
Dagegen sind noch heutzutage strittige Punkte einmal die Entstehung der sogenannten epithelialen Ringfalte (*R.F*) und zweitens die des sekundären Ectodermepithels (*s.Ec*), welches die Schwimmringzellen außen überzieht; diesen beiden Prozessen müssen wir daher noch unsre Aufmerksamkeit zuwenden. Zunächst sei die Bildung der Ringfalte besprochen.

Die Lösung dieses sehr interessanten Problems haben drei Forscher, Verworn, Braem und Kraepelin in Angriff genommen. Alle drei sind verschiedene Wege gegangen. Gleich hier sei bemerkt, daß die Auffassungen Verworns und Kraepelins irrtümliche sind, die sich leicht widerlegen lassen, während Braem, welcher überhaupt ohne Zweifel derjenige ist, der das Problem der Entwicklung der Statoblasten am meisten gefördert hat, auch hier das Richtige traf. Seine Ansicht sei daher hier zuerst besprochen.

Bevor wir uns dem eigentlichen Problem der Ringfaltenbildung zuwenden, ist es notwendig, den Statoblasten von *Cristatella* (Textfig. 6 *II*) mit einem einfacheren, z. B. einem solchen von *Plumatella* (Textfig. 6 *I*) zu vergleichen. Bei *Plumatella* wird der Schwimmring durch die Horizontallamelle (*H.L*) in zwei völlig symmetrische Hälften zerlegt. Die Ringfalte fehlt hier vollständig. Vergleicht man beide Statoblasten oberflächlich miteinander, so wird man sicherlich zunächst zur Überzeugung gelangen, daß die beiden Horizontallamellen (*H.L*) einander homolog sind, und dementsprechend wird man geneigt sein, auch die oberen und die unteren Hälften, in welche die Schwimmringe beider Statoblasten durch eben diese Horizontallamelle zerlegt werden, für gleichwertig zu erklären. Ganz im Gegensatz hierzu behauptet nun



Textfig. 6.



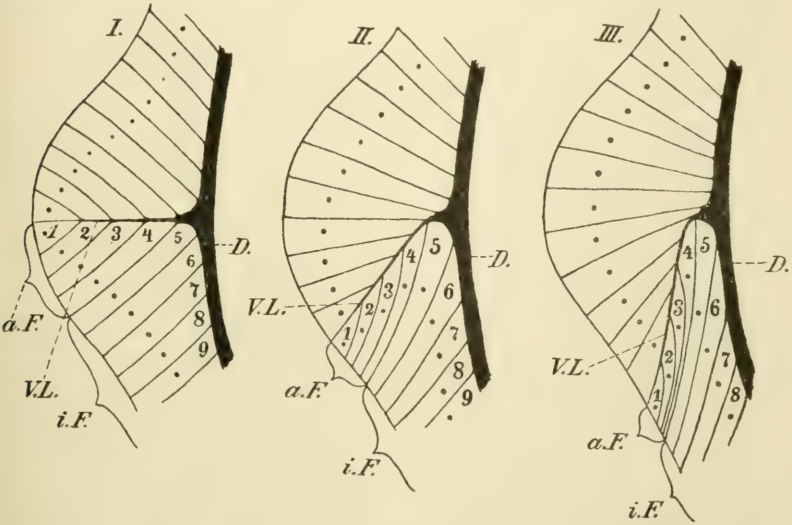
Textfig. 7.

Braem, daß der gesamte Schwimmring von *Cristatella* (Textfig. 6 *II O′*) nur der Oberseite des Schwimmringes von *Plumatella* (Textfig. 6 *I O*) homolog sei, während die Unterseite (*U*) desselben bei *Cristatella* auf die beiden Epithellagen (*U′*) reduziert sein soll, welche die Ringfalte bilden. Er hat diese zunächst etwas paradox klingende Behauptung, wie ich meine, völlig beweisend mit folgendem begründet: Wenn nach Ablauf der Embryonalentwicklung die junge, im Statoblasten entstandene Kolonie ihre Hülle verlassen will, springt dieselbe bei *Plumatella* in der Weise auf, daß die beiden Hälften des Schwimmringes auseinander klaffen (Textfig. 7 *I*). Bei *Cristatella* dagegen (Textfig. 7 *II*) bleibt der gesamte Schwimmring an der Oberseite des Statoblasten befestigt und hebt sich mit ihm von der Unterseite ab. Dabei spaltet sich die Vertikallamelle (*V.L*) derart, daß die Ober- und die Unterhälfte der Statoblastenschale zunächst noch durch das feine Häutchen (*s*) in Verbindung bleiben. Die Trennungsfläche des Statoblasten liegt also bei *Plumatella* in der Horizontallamelle, bei *Cristatella* dagegen in der sogenannten Vertikallamelle, Grund genug, um diese beiden Lamellen für einander homolog zu erklären. Steht aber dies einmal fest, so ergibt sich das übrige von selbst, und es ist also tatsächlich, um nochmals auf unsre Textfig. 6 zurückzukommen, *O* homolog *O′* und *U* homolog *U′*.

Von dieser Deutung ausgehend kann man nun die Bildung der Ringfalte in einer sehr einfachen Weise erklären. Braem schreibt darüber 1890 (S. 79): »Auch hier (bei *Cristatella*) wird die Schwimmringbildung durch eine Verschiebung des cystogenen Blattes über den Rand des Dicsus hinaus eingeleitet. Dabei erlangen aber die von der oberen Schale herkommenden Zellen über die der unteren so sehr das Übergewicht, daß sie dieselben zu einer Falte einbiegen.«

Das ist aber leider alles, was Braem über die Faltenbildung schreibt, und da er nebenbei keinerlei Originalfiguren bringt, sondern lediglich einige schematische Skizzen, so war es schwer, ihn nicht mißzuverstehen. Tatsächlich ist er denn auch von Kraepelin völlig mißverstanden worden, und dieser schreibt geradezu, daß von einer Faltenbildung, wie Braem will, absolut nichts zu entdecken sei. Ich halte es daher für erforderlich, den an sich durchaus richtigen Gedankengang Braems etwas ausführlicher darzulegen. Da, wie wir wissen, die Vertikallamelle von *Cristatella* homolog ist der Horizontallamelle von *Plumatella*, so folgt hieraus mit außerordentlicher Wahrscheinlichkeit, daß auch die Entstehungsweise beider Lamellen die gleiche sein wird. Die Entstehung der Horizontallamelle von *Plumatella* kennen wir aber ganz genau, sie bildet sich nämlich gerade so, wie die Horizontallamelle von *Cristatella*, deren Bildung wir bereits ausführlich erörtert haben.

Der einzige Unterschied in der Entstehung der Horizontallamelle und der Vertikallamelle von *Cristatella* ist der, daß bei der Bildung ersterer die Wachstumsintensität auf beiden Seiten des Ringwulstes die gleiche ist, so daß eine Lamelle entstehen muß, die senkrecht auf der ursprünglichen Basis der sie abscheidenden Zellen, also senkrecht auf dem Discus steht, während bei der Bildung der Vertikallamelle das Wachstum der betreffenden Zellen auf beiden Seiten sehr verschieden ist. Was bei einer derartigen Ungleichheit der Kräfte herauskommen muß, zeigen die beigefügten drei schematischen Figuren.



Textfig. 8.

Textfig. 8, Schema I stellt ein noch indifferentes Stadium dar, welches ebensogut auf die Entstehung der Vertikal- als auf die der Horizontallamelle bezogen werden könnte. Es würde etwa zwischen die Fig. 38 und 39 gehören. Machen wir nun die Annahme, daß von diesem Punkte der Entwicklung an das Wachstum der Zellen unterhalb der Lamelle (*V.L*) stillsteht, während die oberen Zellen in verstärktem Maße weiterwachsen, so kommen wir ganz von selbst auf die Schemata II und III, von denen das letztere bereits in typischer Weise die Ringfaltenbildung zeigt. Die Zellen 1, 2, 3, 4, die auf Schema I noch einen ziemlich großen Winkelraum einnehmen, sind auf Schema III zu einem schmalen »Epithel« geworden, das der nunmehr senkrecht nach unten verlaufenden

Vertikallamelle (*V.L*) anliegt; sie bilden das äußere Faltenepithel (*a.F*), während die Zellen 5, 6, 7, 8 und die folgenden das innere Faltenepithel (*iF*) liefern.

Was nun meine Figuren der Taf. XXII anlangt, so stellt Fig. 37 ein Stadium dar, welches der Bildung der Vertikallamelle unmittelbar vorangeht, Fig. 38 dagegen ein solches, welches mit dem Schema III fast genau übereinstimmt. Auch hier sehen wir zwischen der Vertikallamelle (*V.L*) und dem Discus (*D*) der ersteren anliegend eine Reihe schräg übereinander liegender Zellen (*a.F*), welche den Zellen 1, 2, 3, 4 auf Schema III entsprechen, und deren schräg verlaufende Grenzen deutlich auf ihre soeben beschriebene Entstehungsweise hinweisen. Das an diese Zellreihe angrenzende hohe Cylinderepithel, welches dem Discus aufsitzt, entspricht den Zellen 5, 6, 7, 8. Stadien, die mit den Schemata I und II verglichen werden könnten, habe ich leider nicht direkt beobachtet, ich hoffe aber, daß bei der Einfachheit des vorliegenden Vorganges die Schärfe des Beweises hierdurch nicht beeinträchtigt wird. Nachzutragen ist noch, daß bei *Cristatella* die schwächere Vertikallamelle als die phylogenetisch ältere Bildung früher entsteht, als die mächtige Horizontallamelle, die sich also auch hierin als eine Neubildung dokumentiert.

Die Weiterentwicklung der Ringfalte wird durch die Fig. 39—43 klargestellt. Die Zellen des Schwimmringes gleiten, wie die Fig. 39—41 es zeigen, auch auf die Vertikallamelle hinauf, sich allmählich senkrecht zu ihr einstellend. Dadurch wird die gesamte zwischen Vertikallamelle und Discus eingekeilte Zellmasse noch mehr zusammengepreßt, als dies bisher schon der Fall war, und das auf Fig. 38 und 39 noch sehr hohe Cylinderepithel (*i.F*) wird in das niedrige innere Faltenepithel verwandelt. Hierbei werden zunächst die peripheren Enden der Zellen der inneren Falte zu dünnen Fäden reduziert, wie dies auf Fig. 41 besonders deutlich zu sehen ist, später verschwinden auch diese, nur der basale Teil der Zellen bleibt erhalten, und derart wird aus dem hohen Cylinderepithel der Fig. 38 das Plattenepithel, welches das innere Faltenepithel der Fig. 43 darstellt. Auch das äußere Faltenepithel (*a.F*), welches z. B. auf der Fig. 39 noch deutlich schräge Zellgrenzen aufweist und aus langen schmalen Zellen besteht, verwandelt sich in genau der gleichen Weise in ein Plattenepithel.

Auf den Fig. 42 und 43 ist in der Mitte der Ringfalte ein Hohlraum zu sehen, von dem z. B. auf Fig. 40 noch nichts zu bemerken war. Die Entstehung desselben ist offenbar so zu erklären, daß durch die Bildung der Randdornen (*Rd*) und durch die starke Verlängerung der Vertikallamelle infolge des Vordringens der Schwimmringzellen der Raum, welchen die Ringfalte einnimmt, wesentlich vergrößert wird, ohne daß die Zellen, welche den Faltenraum auskleiden, selbst eine wesentliche Vermehrung erfahren. Die Zellen vermögen daher den ganzen Raum nicht mehr auszufüllen und ziehen sich an die Wände zurück, in der Mitte den besagten Hohlraum bildend.

Alles in allem ist also die BRAEMsche Anschauung von der Entstehung der Ringfalte durchaus richtig; ich hoffe dies endgültig klargestellt zu haben. Nur darüber könnte man streiten, ob man den ganzen Prozeß nun wirklich als »Faltenbildung« bezeichnen darf, wie es BRAEM tut.

Die Ansichten VERWORNS und KRAEPELINS über diesen Gegenstand müssen noch kurz besprochen werden. Man muß bei dem Problem der Ringfaltenbildung scharf unterscheiden zwischen dem äußeren und dem inneren Faltenepithel. Die Erklärung des inneren, welches dem Discus aufliegt, bereitet ja keinerlei Schwierigkeiten, die Zellen dieses Epithels sind eben ganz einfach diejenigen Zellen, welche, den Discus abscheidend, schon beim jungen Statoblasten der Fig. 37 an der gleichen Stelle, unterhalb des äquatorialen Ringwulstes sitzen. Schwierig ist nur die Erklärung des äußeren Faltenepithels. Dieses sollte nun nach VERWORN dadurch zustande kommen, daß das innere Blatt der Falte, besser das ursprünglich an dieser Stelle sitzende Cylinderepithel, sich in zwei Blätter spaltet. Er schreibt wörtlich (1887, S. 126): »Kompliziert wird an dieser Stelle die Entwicklung noch dadurch, daß auch die zwischen der Grenzlamelle (Vertikallamelle) und dem Discus liegenden Zellen sich teilen und so eine Falte bilden, deren eines Blatt der Grenzlamelle anliegt, während das andre den Discus bedeckt.« Die VERWORNsche Auffassung wird nun einfach dadurch widerlegt, daß von derartigen Zellteilungen auf den Präparaten nicht das mindeste zu sehen ist.

KRAEPELIN schlägt folgenden Weg ein. Er nimmt an, daß eine einzige der Cylinderepithelzellen, welche auf Fig. 37 den äquatorialen Ringwulst umgeben, und zwar diejenige, die direkt unterhalb des Ringwulstes sitzt, also etwa die Zelle *y*, durch wiederholte Querteilungen zu einem langen Zellfaden, anders ausgedrückt, zum äußeren Faltenepithel auswächst, während die unterhalb der Zelle *y* sitzenden Zellen sich nicht besonders verändern und das innere Faltenepithel bilden. An sich wäre natürlich auch diese Deutung möglich, bei näherer Prüfung muß sie aber ebenfalls abgelehnt werden. Ich will ganz davon absehen, daß KRAEPELIN irgendwelche Karyokinesen, welche die von ihm vorgeschlagene Bildung des äußeren Faltenepithels beweisen könnten, nicht beobachtete; es ist ja mitunter sehr schwierig, Zellteilungen direkt zu beobachten. Ich meine aber, wenn eine Zelle durch Querteilungen einen Zellfaden von vier bis fünf Zellen bildet, wie KRAEPELIN es will, so müssen doch notwendigerweise die Grenzen dieser Zellen quer verlaufen. Bei alten Stadien, z. B. denen der Fig. 42 und 43, ist dies auch tatsächlich der Fall, das äußere Faltenepithel (*aF*) zeigt hier deutlich quer verlaufende Zellwände; bei jungen Stadien dagegen, die doch allein ausschlaggebend sind, sieht es ganz anders aus. Auf den Fig. 38 und 39 wenigstens zeigt, wie wir ja schon wissen, das äußere Faltenepithel (*aF*) ganz schräge Zellgrenzen, und das läßt sich mit der KRAEPELINschen Theorie nicht in Einklang bringen, übrigens auch nicht mit der VERWORNschen, ist vielmehr nur so zu erklären, wie es BRAEM getan hat.

Wir können jetzt endlich zur Behandlung der letzten Frage übergehen, die hier behandelt werden soll. Woher stammt das sogenannte sekundäre Ectodermepithel (*s.Ec*), d. h. die Zellschicht, die, wie auf Fig. 43 zu sehen ist, zwischen die Schwimmringzellen (*Sr*) und das Peritonealepithel des Statoblasten (*Pep*) sich einschiebt?

NITSCHE, der zuerst diese Frage aufwarf, brachte sie in Zusammenhang mit der Entstehung der sogenannten Luftkammern, die, wie wir gleich sehen werden, aus den Schwimmringzellen hervorgehen. Wir verließen die Schwimmringzellen seinerzeit auf einem Stadium, auf dem sie ihr Wachstum abgeschlossen hatten. Im weiteren Verlauf der Entwicklung scheiden sie nun auf ihrer ganzen Oberfläche dünne Chitinlamellen ab, nur auf der äußeren Schmalseite unterbleibt dieser Prozeß zunächst, so daß also die Zellen in einer Art von Becher sitzen.

Nach NITSCHE sollten sich nun die Zellkörper der Schwimmringzellen nebst ihren Kernen aus den sie umschließenden Chitinbechern herausziehen und sich am peripheren Ende derselben dem Peritonealepithel des Statoblasten anlegen. Die aus ihrer Hülle geschlüpften Zellkörper sollten nun durch Ausscheiden einer Chitinlamelle den völligen Verschluß ihres nunmehr leeren ehemaligen Gehäuses herbeiführen. Dieses wird so zur Luftkammer, während sie selbst, zwischen dem Peritonealepithel und den Luftkammern liegend, das sekundäre Ectodermepithel bilden.

Diese Auffassung läßt sich, wie BRAEM zeigte, sehr leicht widerlegen, denn man bemerkt oft genug in den völlig abgeschlossenen Chitinkammern des Schwimmringes noch Reste des Plasmas und vor allem des Kernes der Schwimmringzelle. Ein Herauswandern der

Schwimmringzellen aus ihrem ursprünglichen Gehäuse findet also nicht statt. Woher stammt aber dann das sekundäre Ectodermepithel?

Hierauf gab nun bereits Verworn die richtige Antwort, indem er nachwies, daß die Zellen des äußeren Blattes der cystogenen Hälfte, die oberhalb des Schwimmringes dem Discus aufsitzen, sich zwischen die Schwimmringzellen und das Peritonealepithel einschieben und schließlich den Schwimmring gänzlich umwachsen.

Braem schloß sich dieser Ansicht im großen und ganzen an[1].

Oka und Kraepelin dagegen kamen halb und halb auf Nitsches Meinung zurück und redeten folgendem Bildungsmodus das Wort: Die Schwimmringzellen sollten sich zwar nicht ganz aus ihren Chitinhüllen herausziehen, aber doch zum Teil. Sie sollten sich nämlich teilen, worauf die eine Tochterzelle in dem Chitinbecher bleiben, den letzten Verschluß desselben bewirken und dann zugrunde gehen sollte, während die äußere Teilzelle zur Bildung des sekundären Ectodermepithels an die Oberfläche wandert.

Diese Ansicht ist nun ganz entschieden falsch. Abgesehen von meinen eignen recht klaren Bildern, die mich von der Richtigkeit der Verwornschen Beobachtung überzeugen, werde ich in meiner Meinung noch dadurch bestärkt, daß sich Oka und Kraepelin ihren Beweis sehr leicht gemacht haben. Obgleich sie die Existenz eines Vorganges behaupten, der ganz aus Zellteilungen besteht, bilden doch beide auch nicht eine einzige Karyokinese ab. Man sieht auf ihren Figuren in den langen Schwimmringzellen zwei Kerne, einen an der Oberfläche und einen tieferen, daß aber diese beiden Kerne wirklich aus einem durch Teilung hervorgehen, wird in keinem Falle bewiesen.

Im übrigen verweise ich auf meine Fig. 41—43. Schon auf Fig. 41 sieht man, daß mit den Zellen der äußeren Ectodermlage oberhalb des Schwimmringes etwas Besonderes vor sich geht, sie haben sich offenbar stark vermehrt und einen vorragenden Zellwulst (*Z.W*) gebildet. Dieser Wulst ist auf der nächsten Figur (42) bereits wieder verschwunden, dafür sind die Zellen, die ihn bildeten, zwischen das Peritonealepithel und die Schwimmringzellen sich einschiebend, schon fast bis zu dem Punkte vorgedrungen, wo die Horizontallamelle die Peripherie des Schwimmringes erreicht. Auf Fig. 43 sind sie bereits bis auf die Unterseite des Statoblasten gelangt, und es versteht sich von selbst, daß sie fortwachsend schließlich den ganzen Schwimmring bis zur Vertikallamelle umfassen werden[1].

---

[1] Ich verstehe nicht, wie Kraepelin zu dem Satz kommt: »Für Braem existiert daher eine ectodermale Zelllage oberhalb des fertigen Schwimmringes nicht, die Nitsche richtig beobachtet hat.« Braem hat diese Vorgänge auf S. 78 ganz deutlich beschrieben.

Dies äußere Epithel scheidet dabei, und dies ist offenbar der Sinn des ganzen Vorganges, auf der Oberfläche des Schwimmringes eine ziemlich starke Chitinlamelle ab, durch welche erst die Luftkammern völlig abgeschlossen werden. In diesen sieht man dann die Schwimmringzellen allmählich absterben, das Plasma zieht sich von den Wänden zurück, die Kerne verlieren ihre rundliche Form, werden runzelig und faltig.

Wir sind hier am Ende. Der Statoblast ist so gut wie fertig. Der Discus hat sich auf diesem Stadium bereits auf der Unterseite des Statoblasten geschlossen. Es bilden sich nur noch die Randdornen und die Chitinbecher auf der Ober- und Unterseite des Discus aus, dies sind aber Dinge, die oft genug in einwandfreier Weise beschrieben worden sind.

Zusammenfassung.

Es war der Zweck der vorliegenden Arbeit, die Unsicherheit zu beseitigen, die in der Frage der Statoblastenentwicklung infolge der sich vielfach widersprechenden Angaben Braems und Kraepelins noch bestand. Das Resultat ist in fast allen Punkten die Bestätigung der Angaben Braems, und ich hoffe daher, daß dessen Beobachtungen hiermit als die richtigen erwiesen sind.

Kurz zusammenfassend können wir jetzt von der Entwicklung des Funiculus und der Statoblasten folgendes Bild entwerfen.

Der Funiculus legt sich an als eine Wucherung des Peritonealepithels am proximalen Ende der jungen Knospe (d. h. des Zooids, Knospendarmes). Diese Wucherung löst sich in ihrem distalen Teil von der Wand der Knospe ab und bleibt nur am proximalen Ende mit ihr verbunden, so daß der Funiculus als kurzer Zapfen frei in die Leibeshöhle vorragt. Er wächst hierauf sehr in die Länge und erreicht die Cystidwand, worauf deren Peritonealzellen ihm entgegenwuchern und ihn mit breiter Basis mit der Cystidwand verbinden. In der nächsten Entwicklungsperiode wandern Ectodermzellen unter Durchbrechung der trennenden Muskelschicht aus der Koloniewand in den Funiculus ein. Diese Ectodermzellen gruppieren sich bei *Cristatella* sogleich zu einer Zellkugel, welche die sogenannte cystogene Hälfte des einzigen

---

[1] Braem behauptet, daß die Zellen von der Ober- und der Unterseite des Statoblasten her den Schwimmring umwachsen und sich in der Äquatorialebene treffen. Das ist wohl ein Irrtum.

Statoblasten bildet, welchen ein jeder Funiculus bei dieser Art hervorbringt; bei *Plumatella* bilden die Ectodermzellen, die in sehr viel größerer Zahl einwandern, zunächst den sogenannten Keimstock, von dessen proximalem Ende sich späterhin successiv die cystogenen Zellkugeln der hier zahlreichen Statoblasten ablösen. Diese Zellkugeln entstehen auch bei *Plumatella* durch eine Gruppierung zahlreicher ursprünglich getrennter Ectodermzellen.

Bei *Plumatella* bohren sich die einwandernden Ectodermzellen bis tief in das Funiculusgewebe ein, bei *Cristatella* handelt es sich nur um ein Vorstülpen der beiden die Koloniewand bildenden Blätter nach innen gegen die Basis des Funiculus, also um keine eigentliche Einwanderung. Dieses Verhalten von *Cristatella* ist als das ursprüngliche anzusehen und demzufolge die Statoblastenanlage als eine Knospenanlage aufzufassen, welche wahrscheinlich infolge des Reizes, den die Anheftung des Funiculus auf die Cystidwand ausübt, an der Basis des Funiculus entstand.

Die sogenannte Bildungsmasse der Statoblasten entsteht aus dem Mesodermgewebe des Funiculus. Sie tritt bei beiden untersuchten Arten in ihren ersten Anfängen kurz nach der Bildung der ersten cystogenen Zellkugel auf. Bei *Cristatella* liegt die Bildungsmasse proximal von der cystogenen Hälfte des Statoblasten, bei *Plumatella* entsteht sie zunächst neben dem proximalen Ende des Keimstockes, und zwar immer auf derjenigen Seite des Funiculus, welche dem Knospendarm zugekehrt ist; sie wächst sehr lebhaft, so daß sie wenig später als voluminöses Gebilde den ganzen Keimstock entlang zieht. Diese rasche Entwicklung der Bildungsmasse hat zur Folge, daß sich bei *Plumatella* die Anlage der späteren Statoblasten in einer andern Weise vollzieht als diejenige des ersten. Denn während beim ersten Statoblasten die Bildung der cystogenen Zellkugel der Anlaß zur Entstehung der Bildungsmasse ist, finden die weiteren cystogenen Zellkugeln bei ihrer Ablösung vom Keimstock bereits die ihnen zur Weiterentwicklung nötige Bildungsmasse vor. Hierdurch wird eine wesentliche Abkürzung der Zeit erreicht, welche zur Anlage des einzelnen Statoblasten nötig ist.

Das Peritonealepithel des Statoblasten bzw. des Funiculus entsteht aus der äußersten Zelllage des die Bildungsmasse darstellenden Mesodermmaterials. Diese Zelllage wird infolge der außerordentlichen Zellvermehrung im Innern der Bildungsmasse einem starken, von innen wirkenden Druck ausgesetzt, unter dessen Einfluß sie sich in ein flaches Plattenepithel verwandelt.

Die Muskulatur des Funiculus von *Plumatella* entsteht auf der dem Knospendarm zugekehrten Seite des Funiculus zwischen dem Peritonealepithel und der Bildungsmasse und ist also mesodermalen Ursprunges.

Die Weiterentwicklung des Statoblasten ist charakterisiert durch die Umwachsung der Bildungsmasse durch die cystogene Hälfte, die sich zunächst in eine flache zweiblättrige Scheibe verwandelt. Beim ausgebildeten Statoblasten ist dementsprechend die Bildungsmasse von einer doppelten Ectodermhülle umgeben, deren inneres Blatt das Ectoderm des zukünftigen Tieres bildet, während das äußere Blatt nach innen den sogenannten Discus abscheidet und außerdem den Schwimmring aus sich hervorgehen läßt. Die Bildungsmasse selbst wird zum weitaus größten Teil in Dotter verwandelt, indem das Plasma ihrer Zellen in zahllose kleine Dotterkügelchen zerfällt; die Kerne der Bildungsmassezellen bleiben dagegen unverändert und sind auch beim erwachsenen Statoblasten noch nachzuweisen. Die peripheren Zellen der Bildungsmasse, welche dem inneren Ectodermblatt anliegen, bleiben zum Teil unverändert und liefern das Mesoderm des zukünftigen Tieres.

Der Schwimmring bildet sich dadurch, daß die Zellen des äußeren Ectodermblattes besonders in der Nähe des Äquators des linsenförmigen Statoblasten außerordentlich an Höhe und Breite zunehmen und von der Ober- und Unterseite des Statoblasten her vorrückend in der Äquatorialebene des Statoblasten über den Rand des Discus hinweggleiten. Sie scheiden dabei eine in dieser Ebene verlaufende Stützlamelle, die sogenannte Horizontallamelle aus, welche die Schwimmringanlage bei *Plumatella* in zwei symmetrische Hälften zerlegt. Dieser Horizontallamelle von *Plumatella* ist bei *Cristatella* die sogenannte Vertikallamelle homolog, die, vom Äquator aus senkrecht nach unten ziehend, zwischen sich und dem Discus die für *Cristatella* charakteristische Ringfalte einschließt. Beide Lamellen bilden sich dementsprechend in prinzipiell gleicher Weise nur mit dem Unterschied, daß bei der Entstehung der Vertikallamelle von *Cristatella* die von der Oberseite des Discus vorrückenden Ectodermzellen außerordentlich viel stärker wachsen als diejenigen der Unterseite, wodurch es kommt, daß die zwischen beiden Zellsorten entstehende Lamelle senkrecht nach unten abgebogen wird.

Die ausgewachsenen Schwimmringzellen verwandeln sich in die Luftkammern, indem sie an ihrer gesamten Oberfläche mit Ausnahme der peripheren Schmalseite zarte Lamellen ausscheiden. Der völlige Verschluß der Luftkammern wird durch die Zellen des äußeren Ectodermblattes besorgt, die oberhalb des Schwimmringes dem Discus aufsitzen. Diese Zellen wachsen über den gesamten Schwimmring hinweg und scheiden dabei nach innen eine Lamelle aus, welche das bisher offene periphere Ende der Luftkammern verschließt. Die Schwimmringzellen sterben hierauf in den Luftkammern ab.

Hiermit ist der Statoblast in allen seinen wesentlichen Teilen ausgebildet.

Zum Schlusse möchte ich nicht verfehlen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Bütschli für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für seine ständige Teilnahme und manchen wertvollen Rat meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Heidelberg, im November 1909.

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Figurenbezeichnungen für Tafel XX und XXI.

B, sogenannte Bildungsmasse des Statoblasten;
Bt, Basalteil des Funiculus;
Bz, sogenannte Basalzellen des Funiculus;
C bzw. *C′* u. *C″*, cystogene Hälfte des Statoblasten;
C.E, Ectoderm der Cystidwand;
C.Pep, Peritonealepithel der Cystidwand;
C.W, Cystidwand;
E.Z, in den Funiculus eingewanderte Ectodermzellen;
F, Funiculus bzw. Anlage des Funiculus;
FPep, Peritonealepithel des Funiculus;
H.Z, sekundäre Hüllzellen des Statoblasten;
Kn, Knospe;
Kn.E, Ectoderm der Knospe;
Kn.Pep, Peritonealepithel der Knospe;
Kst, sogenannter Keimstock, d. h. das noch nicht weiter differenzierte, in den Funiculus eingewanderte Ectoderm;
M.F, Muskulatur des Funiculus;
Mes, Mesodermzellen des Funiculus, welche die eingewanderten Ectodermzellen umgeben;
St.Pep, Peritonealepithel des Statoblasten;
Sz, Schleimzellen im Ectoderm der Cystidwand;
T, Tunica muscularis der Cystidwand;
T.Kn, Tochterknospe der Hauptknospe;
Z, Zellhaufen im Ectoderm der Cystidwand, von welchem aus die Einwanderung in den Funiculus erfolgt.

Tafel XX.

Cristatella mucedo.

Sämtliche Figuren stellen mediane Längsschnitte durch die verschiedenen Entwicklungsstadien des Funiculus, bzw. dessen Statoblasten dar. 400fache Vergr.

Fig. 1. Junge Knospe mit Tochterknospe. An der Hauptknospe sieht man bei *F* die ersten Anfänge der Funiculusbildung. Die Peritonealzellen der

Hauptknospe haben sich an dieser Stelle stark vermehrt und sind dadurch etwas aus der Reihe ihrer Nachbarzellen hinausgedrängt worden. Im übrigen ist das Peritonealepithel der Knospe noch an allen Stellen einschichtig.

Fig. 2. Proximaler Teil einer sehr wenig älteren Knospe. Durch fortschreitende Wucherung der Peritonealzellen an der Knospenspitze ist das Epithel an dieser Stelle mehrschichtig geworden und tritt hügelartig hervor.

Fig. 3. Die Wucherung, die inzwischen noch weiter geschritten ist, beginnt, sich von der Wand der Knospe abzulösen mit Ausnahme der proximalen Verbindungsstelle an der Spitze der Knospe, die dauernd erhalten bleibt. In der Mitte der Wucherung ist die Ablösung bereits vollendet. Die distalen Zellen des Funiculus sind sehr gestreckt. Sie sind offenbar einem starken Zuge ausgesetzt und werden sich ebenfalls bald gänzlich von der Knospenwand ablösen.

Fig. 4. Die Ablösung der Funiculusanlage ist vollendet. Der noch sehr kurze, zapfenförmige Funiculus endigt frei in der Leibeshöhle. Die feine Spitze, in die er ausläuft, zeugt noch von der Art, in der er sich von der Wand der Knospe losgerissen hat.

Fig. 5. Der Funiculus hat sich stark verlängert; er ist in den Winkelraum zwischen Hauptknospe und Tochterknospe hineingewachsen und berührt, in eine feine Spitze auslaufend, die gegenüberliegende Cystidwand.

Fig. 6. Der Funiculus hat die gegenüberliegende Cystidwand noch nicht erreicht, es ist aber bereits ein Prozeß im Gange, der auf Fig. 5 noch nicht begonnen hat, vielmehr erst unmittelbar bevorsteht:

Die Peritonealzellen der Cystidwand wachsen nämlich dem Funiculus entgegen, umhüllen seine Spitze und bilden auf diese Weise die Verbindung zwischen dem Funiculus und der Cystidwand. Diese entgegenwuchernden Zellen (*Bz*) sind heller als die des Funiculus, dessen Konturen daher deutlich zu erkennen sind. Die peritonealen Wandzellen sind zum Teil sehr weit an dem Funiculus herabgewandert.

Fig. 7. Die Verbindung des Funiculus mit der Wand ist vollendet. Die basalen Zellen des Funiculus, die also von dem Peritonealepithel der Wand stammen, sind fächerförmig angeordnet und um eine Achse gruppiert, welche nichts andres ist, als das spitz auslaufende Ende des vormals freien Funiculus. Im übrigen ist es nicht mehr möglich, die beiden Zellarten, aus denen sich der Basalteil des Funiculus nunmehr zusammensetzt, voneinander zu unterscheiden. Der Funiculus hat eine breite Basis bekommen und ist hierdurch auf die nun folgende Ectodermeinwanderung vorbereitet.

Fig. 8. Knospe mit Funiculus, auch das äußere Epithel (*C.E*) der Koloniewand ist eingezeichnet. Die einwandernden Ectodermzellen stammen von dem kompakten Zellhaufen (*z*), der sich im Ectoderm der Cystidwand, der Tunica muscularis (*T*) dicht anliegend, vorfindet. Eine Zelle (*x*) wandert gerade aus dem Ectoderm der Cystidwand in den basalen Teil des Funiculus ein. Die Tunica muscularis ist an dieser Stelle unterbrochen. Einige andre Zellen (*E.Z*) sind bereits eingewandert.

Fig. 9. Basalteil eines Funiculus kurz nach erfolgter Einwanderung. Der Funiculus ist bereits ein wenig von dem eben besprochenen ectodermalen Zellhaufen abgerückt. Nur die letzte der einwandernden Zellen (*x*) ragt noch ein wenig in das Ectoderm hinüber.

Fig. 10. Basalteil eines Funiculus. Die eingewanderten Ectodermzellen (*E.Z*), die von den Mesodermzellen (*Mes*) des Funiculus durch eine scharfe Linie abgegrenzt sind, welche sich bis zur Tunica muscularis verfolgen läßt, besitzen noch keinerlei besondere Anordnung.

Fig. 11, 12, 13, 14. Basalteile verschiedener, etwa gleichalteriger Funiculi, die alle etwas älter sind, als der von Fig. 10. Auf allen vier Figuren bemerkt man eine starke Anschwellung der proximalen Partie des eingewanderten Ectoderms. Die Zellen haben sich an dieser Stelle radiär angeordnet und um einen Hohlraum gruppiert. Die birnförmige Anschwellung wird sich bald darauf völlig von den übrigen eingewanderten Ectodermzellen abschnüren und auf diese Weise die bekannte cystogene Hälfte des späteren Statoblasten bilden.

Fig. 15. Basalteil eines Funiculus, der sehr viel weniger eingewanderte Zellen enthält als die vorigen. Auch hier ist die Bildung der cystogenen Zellkugel fast vollendet.

Fig. 16. Basalteil eines Funiculus kurz nach erfolgter Ectodermeinwanderung. Der Funiculus setzt sich proximalwärts von der durch die Einwanderung verursachten Verdickung in einen äußerst dünnen Zellstrang fort.

Fig. 17 *a*, *b*, *c*. Junge Statoblasten im Funiculus. Die Gruppierung der eingewanderten Ectodermzellen zur cystogenen Zellkugel (*C*) ist bereits vollendet. Die sogenannte Bildungsmasse (*B*) ist im Entstehen begriffen, ein Peritonealepithel um die Statoblasten hat sich noch nicht differenziert.

Fig. 18. Junger Statoblast mit deutlich abgesetztem Peritonealepithel (*St.Pep*) und mit Zellteilungen in der Bildungsmasse.

Fig. 19. Basalteil eines Funiculus mit abnorm wenig eingewanderten Ectodermzellen (*E.Z*).

Fig. 20. Junger Statoblast mit sekundärer Hülle mesodermaler Zellen (*H.Z*).

Tafel XXI.

Plumatella repens.

Sämtliche Figuren zeigen Längsschnitte durch verschiedene Stadien des Funiculus, des sogenannten Keimstocks und der Statoblasten. 400fache Vergr.

Fig. 21. Junge Knospe. Die Bildung des Funiculus (*F*) beginnt mit einer Wucherung des Peritonealepithels.

Fig. 22 u. 23. Junge Knospen, etwas älter als die vorige. Die Funiculi endigen frei in der Leibeshöhle.

Fig. 24. Junge Knospe. Der Funiculus hat sich stark in die Länge gezogen und berührt gerade die gegenüberliegende Cystidwand.

Fig. 25, 26, 27. Funiculi im Stadium der Ectodermeinwanderung. Fig. 25 zeigt den Beginn dieses Prozesses. Das Ectoderm der Cystidwand (*C.E*) ist an der Funiculusbasis mehrschichtig geworden, einige Ectodermzellen haben die Muskelschicht durchbrochen und dringen in das Funiculusgewebe ein. Auf Fig. 26 sind die Ectodermzellen bereits bis zur halben Höhe des Funiculus gelangt, während in der basalen Partie die Einwanderung weiterer Zellen noch andauert und das Ectoderm der Cystidwand noch mehrschichtig ist. Auf Fig. 27 endlich sehen wir gerade die letzte Zelle die Muskelschicht durchbrechen und in den Funiculus einwandern. Infolgedessen ist das Ectoderm der Cystidwand wieder einschichtig geworden.

Fig. 28. Funiculus nach beendeter Einwanderung des Ectoderms. Der ganze Funiculus ist bis an seine Ursprungsstelle mit eingewanderten Ectodermzellen angefüllt, die aber noch keine besondere Anordnung zeigen.

Fig. 29—33. Funiculi mit beginnender Abschnürung der Statoblastenanlagen. Auf Fig. 29 sehen wir die ersten Anfänge dieses Prozesses. Die am tiefsten eingewanderten Ectodermzellen beginnen sich radiär zu gruppieren, doch ist es noch nicht zur Abschnürung einer Zellkugel gekommen. Fig. 30 zeigt etwa dasselbe Bild, nur ist der Abschnürungsprozeß bereits etwas weiter gediehen. Die Zellkugel *C* hat sich bereits so gut wie ganz abgeschnürt. Im Funiculus der Fig. 31 hat sich die radiäre Gruppierung der Ectodermzellen extrem weit distalwärts erstreckt, ohne daß es bereits zur Abschnürung einer Zellkugel gekommen wäre. Auf der der Knospe zugekehrten Seite des Funiculus sehen wir im Mesoderm die Anfänge der Bildungsmasse (*B*). Auf Fig. 32 u. 33 endlich haben sich die Zellen der Bildungsmasse bereits in sehr reichlichen Mengen entwickelt unter Bildung eines deutlich abgesetzten Peritonealepithels (*F.Pep*). In beiden Fällen sind bereits deutlich zwei Statoblastenanlagen zu sehen. Die jüngere liegt noch dem Keimstock an, während die ältere durch die Zellen der Bildungsmasse abgedrängt und isoliert wurde.

Fig. 34. Extrem kleiner Funiculus mit bereits vollendeter Einwanderung des Ectoderms.

Fig. 35. Sehr langer Funiculus, an dem aber noch nichts von einer Ectodermeinwanderung zu erkennen ist.

Fig. 36. Funiculus mit zwei bereits völlig abgeschnürten und einem in der Abschnürung begriffenen jungen Statoblasten.

Tafel XXII.

Radialschnitte durch verschiedene Stadien älterer Statoblasten von *Cristatella*. Nur ein Teil der linken Schnitthälfte ist dargestellt. Die Dotterzellmasse im Innern der Chitinhülle (*D*) sowie bei den älteren Stadien auch das innere Blatt der cystogenen Hälfte wurde fortgelassen. 400 fache Vergr.

Durchgehende Figurenbezeichnung für Tafel XXII.

a.Ec, äußeres Blatt der cystogenen Hälfte des Statoblasten;
a.F, äußeres Epithel der sogenannten Ringfalte;
D, Discus, Chitinschale des Statoblasten;
H.L, Horizontallamelle;
i.Ec, inneres Blatt der cystogenen Hälfte der Statoblasten;
i.F, inneres Epithel der sogenannten Ringfalte;
Pep, Peritonealepithel des Statoblasten;
Rd, Randdornen;
R.F, sogenannte Ringfalte;
R.W, äquatorialer Ringwulst des Discus;
S.Ec, sekundäres Ectodermepithel des Schwimmringes;
Sr, Schwimmringzellen;
V.L, Vertikallamelle;
y (Fig. 37), Zelle, von welcher Kraepelin das äußere Epithel (*a.F*) der Ringfalte ableitet;
Z.W, Zellwulst der Zellen des äußeren Blattes der cystogenen Hälfte.

Fig. 37. Beginn der Bildung des sogenannten Discus (*D*), der Chitinhülle, welche beim erwachsenen Statoblasten die zum Aufbau des künftigen Individuums

notwendigen Zellmassen von der Außenwelt abschließt. Der Discus wird vom äußeren Blatt der cystogenen Hälfte (*a.Ec*) nach innen abgeschieden und erscheint zunächst als ein ziemlich dünnes Chitinhäutchen, das in der Äquatorialebene des Statoblasten durch die Bildung des sogenannten Ringwulstes (*R.W*) stark verdickt ist. Bereits auf dieser Figur ist das äußere Blatt der cystogenen Hälfte (*a.Ec*) zu einem hohen Cylinderepithel geworden, während das innere (*i.Ec*) nach wie vor aus kleinen kubischen Zellen besteht. Dieses sehr starke Wachstum der Zellen des äußeren Ectodermblattes ist die Hauptursache der nun folgenden Entwicklung.

Fig. 38. Die Zellen des äußeren Ectodermblattes, welche sich auf Fig. 37 oberhalb des Ringwulstes (*R.W*) befanden, haben sich weiterhin stark vergrößert. Sie haben sich fächerförmig ausgebreitet und die unterhalb des Ringwulstes gelegenen Zellen zu der sogenannten Ringfalte (*R.F*) zusammengefaltet. (Vgl. Textfig. 8.) Beide Zellarten haben an ihrer gemeinschaftlichen Grenze die sogenannte Vertikallamelle (*V.L*) abgeschieden, so daß die Ringfalte (*R.F*) zwischen dem Discus (*D*) und der Vertikallamelle liegt. Der Discus ist auf dieser Figur bereits sehr viel ansehnlicher als auf der vorigen.

Fig. 39. Bildung des Schwimmringes. Die fächerförmig angeordneten Zellen der Fig. 38, die den Ringwulst (*R.W*) umstehen und unterhalb desselben bis zur Vertikallamelle (*V.L*) reichen, beginnen auch in ihren basalen Teilen stark in die Breite zu wachsen. Sie gleiten infolgedessen von ihrer ursprünglichen Basalfläche ab, gleiten auf den Ringwulst hinauf und schließlich über ihn hinweg. Auf diese Weise richten sich die ursprünglich oberhalb und unterhalb des Ringwulstes befindlichen Zellen gegeneinander auf, kommen mit ihren schmalen Basalflächen gegeneinander zu stehen und scheiden nun gemeinsam die sogonannte Horizontallamelle (*H.L*) aus, welche den auf diese Weise entstandenen Schwimmring (*Sr*) in eine obere und eine untere Hälfte zerlegt. Gleichzeitig beginnen die unterhalb der Horizontallamelle befindlichen Zellen des Schwimmringes auch auf die Vertikallamelle (*V.L*) hinaufzugleiten.

Fig. 40. Nur wenig älter als das vorige Stadium. Die Zellen des Schwimmringes haben sich noch weiter vergrößert und sind noch weiter auf die Vertikallamelle (*V.L*) heraufgeglitten. Das in der Ringfalte (*R.F*) vorhandene Zellmaterial wird hierdurch sehr stark zusammengepreßt, und man kann auf Fig. 40 bereits sehr deutlich die zwei Epithelien der Falte, das innere und das äußere Faltenepithel (*i.F*) und (*a.F*) unterscheiden.

Fig. 41. Man bemerkt oberhalb des Schwimmringes einen Zellwulst (*Z.W*), dessen Zellen erheblich höher erscheinen als die benachbarten Zellen des äußeren Ectoderms (*a.Ec*).

Auf Fig. 42 ist dieser Wulst bereits wieder verschwunden, die Zellen, die ihn bildeten, haben sich zwischen die Schwimmringzellen (*Sr*) und das Peritonealepithel (*Pep*) eingeschoben, sie bilden das sogenannte sekundäre Ectodermepithel (*s.Ec*). Zu gleicher Zeit scheiden die Schwimmringzellen auf ihrer gesamten Oberfläche dünne Chitinlamellen aus, nur auf der peripheren Schmalseite unterbleibt dieser Prozeß, so daß also die Zellen in nach außen geöffneten Chitinbechern sitzen.

Auf Fig. 43 endlich haben die Zellen des sekundären Ectodermepithels (s.*Ec*) bereits fast den ganzen Schwimmring umwachsen. Sie scheiden dabei nach innen eine Chitinlamelle aus, welche die bisher offene Seite der Chitinbecher der Schwimmringzellen völlig verschließt. Die Schwimmringzellen selbst sterben darauf ab, und ihre Gehäuse werden zu den Luftkammern, welche den Statoblasten über Wasser halten. Der Discus (*D*) ist auf dieser Figur, die einen fast fertigen Statoblasten darstellt, sehr ansehnlich. Auf Fig. 37 umhüllte er nur die Oberseite des Statoblasten. Infolge der Umwachsung der Bildungsmasse durch die cystogene Hälfte (vgl. Textfig. 4) umgreift er auch die Unterseite und hat sich auf Fig. 43 bereits zu dem vollständig geschlossenen Gehäuse verwandelt, welches den erwachsenen Statoblasten auszeichnet.

Buddenbrockia plumatellae, eine neue Mesozoenart aus Plumatella repens L. und Pl. fungosa Pall.

Von

Olaw Schröder,

Assistent am Zoologischen Institut, Heidelberg.

Mit 4 Figuren im Text und Tafel XXIII, XXIII^a.

Material und Methoden.

Im September des Jahres 1904 fand ich während eines Aufenthaltes in Schleswig-Holstein in einem kleinen Tümpel zahlreiche Kolonien von *Plumatella repens* L., von denen ich eine größere Anzahl sammelte und aus Mangel an andern Mitteln in starkem Alkohol konservierte. In diesem Material fand Herr VON BUDDENBROCK, anläßlich seiner Untersuchungen über die Statoblastenbildung der Bryozoen einige Exemplare, in deren Leibeshöhle schlauchartige Gebilde parasitärer Natur lagen. Diese infizierten Exemplare der Plumatellen wurden mir von Herrn VON BUDDENBROCK zur näheren Untersuchung freundlichst überlassen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

Da die Untersuchung der mit Alaunkarmin gefärbten und in toto aufgestellten Bryozoen keine näheren Aufschlüsse über die Natur der Parasiten zu geben vermochte, so wurden die infizierten Exemplare teils mit Präpariernadeln zerzupft, teils in Schnittserien zerlegt. Auf der Untersuchung der letzteren beruhen hauptsächlich die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit.

Zur Färbung der Schnitte wurden viele Methoden angewandt, ohne jedoch gute Erfolge zu geben, und besonders eine gute Kernfärbung wollte nicht gelingen. Nach vielen Versuchen gelang es endlich mit der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylinmethode und Nachfärbung mit Eosin gute Ergebnisse zu erzielen.

Bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen ergab sich, daß die parasitären Gebilde zum größten Teil Microsporidien (*Nosema bryozoides* Korotneff) waren; ein kleiner Teil erwies sich als Organismen, die ihres Baues halber zu den Mesozoen zu stellen sind. Ich schlage für diese neue Mesozoenart den Namen *Buddenbrockia plumatellae* vor.

Geschichtliches.

Aus der Literatur ist mir nur ein Hinweis auf diese Parasiten bekannt geworden. In ihrer »Histoire naturelle des polypes composés d'eau douce ou des bryozoaires fluviatiles« (Bruxelles 1850) erwähnen B. C. Dumortier und P. J. van Beneden (S. 97), daß sie in den Jahren 1840 und 1841 lebende Würmer in der Leibeshöhle von Alcyonellen gefunden haben und bilden ein infiziertes Exemplar von *Alcyonella* (*Plumatella*) *fungosa* Pall. ab (Taf. IV, Fig. 1). Von den lebenden Parasiten selbst geben sie wenige Abbildungen (Taf. IV, Fig. 9) und eine kurze Beschreibung, die hier im Wortlaut folgen mag, da ich selbst, wie gesagt, nur konserviertes Material zur Verfügung hatte:

«Entre le tube digestif et la peau, ou dans la cavité abdominale remplie de liquide, nous avons observé chez plusieurs individus, en 1840 et 1841, plusieurs vers vivants, d'une taille un peu plus forte pour les considerer comme leur parasites. Ils ont la longeur du tube digestif depuis la bouche jusqu'au fond de l'estomac. Le corps est arrondi, effilé des deux côtés et sans traces d'appendices en cils ou en soies.

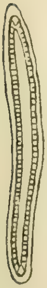
On aperçoit deux membranes l'une emboîtée dans l'autre; l'externe représente la peau, l'interne ferait l'effet d'un canal digestif s'il n'était point rempli de cellules qui lui donnent l'aspect d'un ovaire. Ces cellules sont composées d'un nucleus et d'un nucleolus. Ils remplissent toute la longeur du corps. Nous n'avons point observé de différences chez les divers individus que nous avons eu l'occasion d'observer.

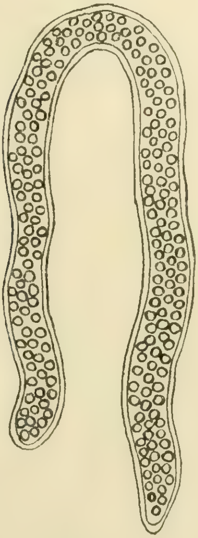
Ils se remuent autour du canal digestif dans tous les sens, passent au milieu des fibres du grand muscle rétracteur, et pendant qu'ils se livrent, au nombre de quatre ou de cinq, à toutes sortes de mouvement et qu'ils remplissent presque tout cet espace, le polype reste épanoui et n'est aucunement inquiété par eux. Le moindre attouchement qui vient du dehors les fait rentrer dans leur loge. Ils ont 0,10 mm de largeur.»

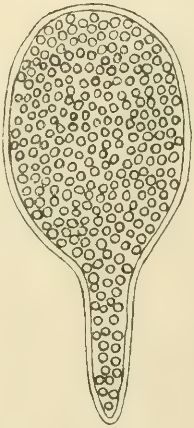
Über die systematische Stellung und die Natur dieser Parasiten vermögen die Verfasser keine Auskunft zu geben. «Nous ne cherchons pas à déterminer ces vers des alcyonelles, par la raison que cette partie de la zoologie est trop peu avancée.» Aus diesem Grunde verzichten sie auch auf eine Benennung.

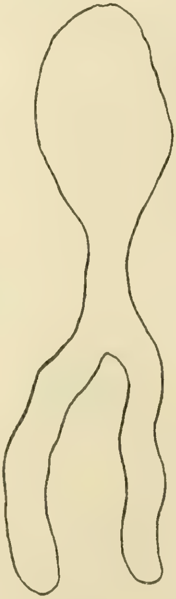
Gestalt und Bau der wurmförmigen Generation von Buddenbrockia.

Die Stadien der Parasiten, die sich in der Leibeshöhle der im Herbst gesammelten Plumatellen fanden, haben eine langgestreckte wurmförmige Gestalt bei wechselnder Länge und Dicke. Im Querschnitt sind sie kreisförmig bis elliptisch. Die kleinsten dieser Stadien hatten eine Länge von etwa 0,050 mm, bei einer Breite von 0,030 mm; die größten waren bis 1,5 mm lang und 0,080—0,100 mm breit. Gewöhnlich bleibt der Körper in seiner ganzen Ausdehnung gleich dick (siehe Textfig. 1 und 2 sowie Taf. XXIII, Fig. 1 und 2), und nur an den beiden Enden kann er sich manchmal etwas verjüngen. Seltener kommen Exemplare von unregelmäßiger Gestalt vor. Ich fand einzelne, die sich in der mittleren Region oder an einem Ende etwas verdicken. Ein Exemplar war an einem Ende stark aufgetrieben (Textfig. 3), und ein andres hatte den in Textfig. 4 wiedergegebenen Umriß.


Textfig. 1.


Textfig. 2.


Textfig. 3.


Textfig. 4.

Der histologische Bau des Körpers scheint in seiner ganzen Ausdehnung gleich zu sein, so daß man nicht von Vorder- und Hinterende sprechen kann.

Die kleinsten und jüngsten frei in der Leibeshöhle der Bryozoen lebenden Stadien hatten die Gestalt eines kurzen (0,050 mm langen oder etwas längeren) Schlauches von 0,030—0,040 mm Dicke (Taf. XXIII, Fig. 2). Die Wand des Schlauches besteht aus zwei Zellschichten, wovon man sich am besten auf Längs- oder Querschnitten (Taf. XXIII, Fig. 2—5) überzeugen kann. Die äußere Zellschicht besteht aus polygonalen Zellen, die an ihrer freien Oberfläche stets mehr oder weniger vorgewölbt sind. Den polygonalen Umriß dieser Zellen erkennt man natürlich nur bei Flächenbetrachtung oder auf Flächenschnitten (Taf. XXIII^a, Fig. 1), die Vorwölbung ihrer freien Oberfläche auf Längs- oder Querschnitten durch die Parasiten (Taf. XXIII, Fig. 2—14). Die Kerne dieser Zellen, die ich als Außenzellen bezeichnen will, sind bläschenförmig und enthalten einen ansehnlichen Binnenkörper. Bei Anwendung von Kernfarbstoffen färbt sich im ruhenden Kerne nur dieser Binnenkörper. Er ist kugelig, und da die chromatischen Bestandteile hauptsächlich peripher liegen, so sieht er im optischen Durchschnitt ringförmig aus, bzw. zeigt eine centrale ungefärbte Vacuole. Das Plasma der Außenzellen färbt sich nicht sehr stark; es besitzt eine feinwabige Struktur mit dünnen Wabenwänden. Einschlüsse irgendwelcher Art sind nicht vorhanden und, was besonders hervorzuheben ist, Cilien oder Geißeln fehlen.

Die Zellen der inneren Schicht, die ich Innenzellen nennen will, unterscheiden sich von den Außenzellen hauptsächlich durch stärkere Färbbarkeit. Außerdem sind sie kleiner und meist flacher (Taf. XXIII, Fig. 2, 3 u. 5), nur in einigen Fällen fast ebenso hoch (Fig. 4). Ihre Kerne haben denselben Bau, nur sind sie etwas kleiner.

Zwischen den beiden Zellschichten ist eine deutliche Grenzlamelle (*gl*) vorhanden. Im freien Lumen dieser jungen, schlauchförmigen Stadien fand sich bei einigen Exemplaren eine homogene, fädige Masse (Fig. 2 u. 4), die wohl als bei der Konservierung geronnene Inhaltsflüssigkeit aufzufassen ist.

Ein andres Aussehen haben etwas größere, ältere Stadien. Fig. 6 (Taf. XXIII) stellt den Querschnitt durch ein etwa 0,050 mm dickes Exemplar dar. Das äußere Epithel ist unverändert, wie auch auf allen späteren Stadien. Dagegen ist die innere Zellschicht stark verändert. Sie überzieht nicht mehr die ganze innere Fläche des Hohlraumes, sondern ist entweder schon jetzt oder auf etwas späteren Stadien nur noch auf vier Längswülste beschränkt, die sich durch den ganzen Körper des Parasiten erstrecken und im Querschnitt als vier Erhebungen erscheinen (Fig. 6, 9, 10, 13, 14 *lw*). In diesen Längswülsten sind zuerst noch einzelne Zellen der ursprünglichen inneren Schicht zu erkennen (Fig. 6, 16, 17 *iz*), die anscheinend in Degeneration begriffen sind. Sie haben keine deutliche Zellmembran mehr, und ihre Gestalt ist annähernd kugelig. Sie liegen zwischen einem faserigen Gewebe, das senkrecht zur Grenzlamelle die Längswülste durchzieht und anscheinend aus faserig differenzierten Zellen mit ovalen Kernen besteht (Fig. 13 u. 14 *lw*). Auf Flächenschnitten durch die Längswülste erkennt man längsgerichtete verästelte Fasern, in denen ich auch Kerne zu erkennen glaubte (Taf. XXIII^{a}, Fig. 2). Es handelt sich daher wohl um Längsmuskelzellen. In welcher Weise diese Muskelzellen sich zu den radiären, faserigen Zellen der Wülste verhalten, vermag ich noch nicht mit Sicherheit anzugeben.

Im Innern dieser Stadien hat sich eine neue Zellschicht gebildet, die auf mitotischem Wege aus der ursprünglichen Innenschicht hervorgegangen ist. Dieselbe überzieht die ganze innere Fläche des Hohlraumes, was außer auf dem Querschnitt (Fig. 6) auch deutlich auf dem Längsschnitt (Fig. 18) zu erkennen ist. Dieser Schnitt ist so geführt, daß an der auf der Tafel unteren Seite ein Längswulst (*lw*) getroffen ist, während an der oberen Seite die betreffenden Zellen direkt der Grenzlamelle (*gl*) der Außenzellen aufsitzen. Die Zellen der jetzt innersten Schicht, die ich als Oogonienschicht bezeichnen will, da aus ihnen später die Eier hervorgehen, sind zunächst den Innenzellen der jüngeren Stadien ganz ähnlich (Fig. 18 *o*), nur sind sie größer und ebenfalls ihre Kerne, welche die der Außenzellen an Größe übertreffen. Außerdem ist die Färbbarkeit der Oogonien stärker.

In dieser Zeit scheint das Wachstum der Parasiten ein ziemlich reges zu sein, denn man findet sowohl im äußeren Epithel, wie auch innerhalb der Oogonienschicht mitotische Zellteilungen. Diese fallen besonders in der Oogonienschicht leicht auf, da das Plasma der in Teilung befindlichen Zellen sich ganz intensiv mit Kernfarbstoffen färbt (siehe Fig. 11, 12, 15 u. 18), was vielleicht durch ein Austreten von chromatischer Substanz aus den Kernen ins Plasma zu erklären ist. Eine stärkere Färbbarkeit von in Teilung begriffenen Zellen hat u. a. auch W. Flemming (1891) bei verschiedenen Epithelien von Salamanderlarven beschrieben und abgebildet.

Die Art und Weise, wie die Oogonienschicht aus der Schicht der Innenzellen entsteht, konnte ich ebensowenig wie die Entstehung der Längswülste mit Sicherheit ermitteln. Jedenfalls tritt die Schicht der Innenzellen jüngerer Stadien in starke Vermehrung, wobei die Teilung in radiärer Richtung erfolgt und die Tochterzellen ins Lumen des Parasitenkörpers rücken (Fig. 7, 16 u. 17).

Die weiteren Veränderungen in der Entwicklung der Parasiten, abgesehen vom allgemeinen Wachsen des Körpers, vollziehen sich innerhalb der Oogonienschicht. Die Zellen derselben wachsen heran, werden, so lange sie noch im Zellverbande sind, langgestreckt bis oval und runden sich dann immer mehr ab, indem sie sich voneinander trennen (Fig. 6, 8—10).

Inzwischen haben die Organismen bedeutend an Länge und Dicke zugenommen. Sie haben jetzt die Gestalt von bis zu 1,5 mm langen und 0,070—0,100 mm dicken runden oder etwas abgeflachten Schläuchen, deren Wand aus einem einschichtigen Epithel besteht. An der Innenseite der Wand verlaufen die vier Längswülste, und das Lumen wird von den kugeligen Eizellen erfüllt (Fig. 13).

Außer dem eben bis zu diesem Stadium beschriebenen Entwicklungsmodus ist noch ein etwas andrer vorhanden, der jedoch zum gleichen Ziele führt. Der Unterschied besteht darin, daß eine innere Höhle fehlt, daß die Individuen also nicht schlauch- sondern strangförmig sind (Fig. 11). Ich glaube nicht, daß man dem Unterschiede zwischen den beiden Formen eine größere Bedeutung beilegen muß. Denn ich fand Exemplare, wie auf Fig. 4 dargestellt, deren Lumen sehr eng ist und die eine Mittelstellung zwischen den auf Fig. 3 und Fig. 11 abgebildeten Exemplaren darzustellen scheinen; auch das in Fig. 7 dargestellte Exemplar scheint mir zwischen den in Fig. 8 und 12 wiedergegebenen zu vermitteln.

Die jüngsten soliden Exemplare hatten eine Länge von etwa 0,100 mm bei einer Dicke von etwa 0,020—0,030 mm. Fig. 11 zeigt einen Querschnitt durch ein derartiges Exemplar. Wenn man sich vorstellen würde, daß die Innenzellen eines Stadiums wie Fig. 4 sich zur Bildung der Oogonien stark vermehrten, so müßte wohl ein Stadium wie Fig. 11 entstehen. Fig. 12 ist ein Querschnitt und Fig. 15 ein Teil eines Längsschnittes durch ein älteres Exemplar. Die Länge dieser Stadien beträgt durchschnittlich 1 mm, die Dicke 0,040 bis 0,080 mm. Diese soliden Formen sind es, welche, wie oben erwähnt, Unregelmäßigkeiten in ihrer Gestalt aufweisen. In dem Exemplar der Fig. 12 scheinen zum Teil bereits Oocyten gebildet zu sein, während viele Oogonien noch in Teilung begriffen sind. Ich glaube, daß die Weiterentwicklung solcher Exemplare zu dem in Fig. 10 dargestellten Stadium führen wird.

An dieser Stelle will ich noch kurz auf die Veränderung der Oogonien während der Teilung eingehen, soweit ich darüber bei der äußerst geringen Größe der Elemente Klarheit erhielt. Zunächst verliert der Kern seine bläschenförmige Gestalt; der Binnenkörper löst sich auf, und der ganze Kern bildet ein wabiges Gerüst mit in den Maschen verteilten Chromatinkörnchen. Auch die Kernmembran ist wahrscheinlich aufgelöst, da die Kerne ganz unregelmäßige Gestalt erhalten. Inzwischen ist das Plasma intensiv färbbar geworden, fast so sehr wie die Kerne (Taf. XXIII^{a}, Fig. 21 und Taf. XXIII, Fig. 11). Über den Verlauf der Mitosen konnte ich bisher nichts genaueres ermitteln und verweise daher nur auf die Fig. 22—25 (Taf. XXIII^{a}). Die neugebildeten Kerne haben zunächst noch wabige Struktur mit ziemlich gleichmäßig verteiltem Chromatin (Taf. XXIII^{a}, Fig. 26 u. 27, Taf. XXIII, Fig. 18 oben). Dann kommt es zu einer centralen Verdichtung des Chromatins, wobei das Plasma des Kernes Radstruktur annimmt (Fig. 11 links); daraus entsteht dann wieder der typische bläschenförmige Kern mit chromatischem Binnenkörper. Nach Neubildung der Kerne verliert auch das Zellplasma die intensive Färbbarkeit.

Eifurchung und Entwicklung der Embryonen von Buddenbrockia.

Die Oocyten der in den Querschnitten 8—10 dargestellten Stadien haben, soweit sie frei liegen, eine kugelige, andernfalls eine mehr längliche oder ellipsoide Gestalt. Ihr Durchmesser betrug auf dem Querschnitt (Fig. 8) etwa 0,007 mm; in den etwas älteren Stadien der Fig. 9 und 10 etwa 0,008 mm. Die Kerne der letzteren waren 0,004 mm groß, die Nucleolen 0,002 mm. Das Plasma der Oocyten ist feinwabig und ziemlich dunkel gefärbt; eine deutliche Zellmembran ist vorhanden. Im Plasma finden sich häufig kleine Körnchen, die sich mit Eisenhämatoxylin, Delafields Hämatoxylin und Methylenblau ebenso intensiv färben wie der Nucleolus. Zwischen den Eizellen liegen kleine kugelige Gebilde von etwas verschiedener Größe (0,002—0,003 mm), die sich mit Eosin färben und häufig, aber nicht immer, ein mit Eisenhämatoxylin gefärbtes Körnchen enthalten. Ein Teil dieser Gebilde stellt vielleicht Richtungskörperchen dar, die Hauptmenge jedoch wahrscheinlich Zerfallprodukte der in den Längswülsten bei der Oogonienbildung zurückgebliebenen und degenerierten Zellen (Taf. XXIII, Fig. 8—10). In einigen Eizellen findet man neben dem bläschenförmigen Kern ein dunkles wabiges, kernähnliches Gebilde (Fig. 9, 10 links und 29), über dessen Natur ich nichts aussagen kann. Die Vermutung, daß diese Eizellen Befruchtungsstadien darstellen und daß die kleinen, zwischen den Eiern liegenden Kügelchen Spermatozoen und die wabigen Gebilde neben dem Eikern männliche Kerne seien, wird dadurch unwahrscheinlich, daß ich trotz der großen Zahl der in diesem Stadium der Entwicklung befindlichen Parasiten niemals Formen fand, die ich als Männchen deuten könnte und ich auch keine Anzeichen von Hermaphroditismus bei den Parasiten fand. Ich zweifle also nicht, daß die Entwicklung der Eier parthenogenetisch ist.

Die Bildung eines Richtungskörperchens ist in Fig. 30 abgebildet, und Fig. 31 weist darauf hin, daß sich dasselbe später noch teilt. Die Furchung der Eier verläuft ziemlich gleichzeitig, so daß man die meisten Furchungsstadien auf einer annähernd gleichen Entwicklungsphase findet; immerhin sind einzelne oft etwas zurückgeblieben. Zunächst teilt sich die Eizelle in zwei annähernd gleiche Zellen (Fig. 32—35). Durch weitere Teilung einer der Zellen (Fig. 36) kommt ein Dreizellenstadium zustande (Fig. 37 u. 38). Ein späteres Stadium zeigt Fig. 39 u. 40, wo drei kleinere Zellen dem Pole einer größeren aufsitzen. Da ich die Furchung nicht am lebenden Objekt verfolgen konnte, so vermag ich nicht zu sagen, ob alle kleineren Zellen (Micromeren) Teilprodukte ein und derselben Zelle des Zweizellenstadiums sind. Durch weitere Zellvermehrung kommt ein blastula- bzw. morulaähnliches Stadium zustande (Fig. 41—46). Erst auf dem Stadium Fig. 46 sah ich in der größeren Zelle eine Mitose, wodurch eine Zelle ins Innere der von den Micromeren gebildeten Kappe abgeschnürt wird. Weitere Stadien zeigen die vollkommene Umwachsung der größeren Zelle durch die kleineren.

Das Endergebnis der Furchung ist ein länglichovaler, vorn etwas abgestutzter Embryo, dessen vorderer Pol von gewölbten und dessen ganzer hinterer Körperabschnitt von flachen Zellen bedeckt ist (Fig. 48 bis 53). Die vorderen Zellen, die ich als Polzellen (*pz*) bezeichnen will, haben in ihrem Innern eine stark lichtbrechende, durch Farbstoffe nicht tingierbare linsenförmige Kapsel, welche den Zellkern etwas zur Seite drängt. Eine Struktur war an diesen Kapseln nicht zu erkennen, nur sah ich im Centrum derselben oft ein feines Körnchen. Wieviel derartiger Polzellen vorhanden sind, vermag ich leider nicht sicher zu sagen, doch scheint ihre Anzahl mehr als vier und nicht über acht zu betragen.

Im Innern der Embryonen liegt entweder nur die eine größere und vor ihr die von ihr abgeschnürte kleinere Zelle (Fig. 48 u. 49), oder zwei größere Zellen von kugeliger oder ellipsoider Gestalt und ein bis zwei kleinere Zellen (Fig. 50—53). Die Kerne der letzteren sind bläschenförmig mit chromatischem Binnenkörper, oder aber ganz intensiv gefärbt, so daß keine feinere Struktur zu erkennen ist. In den größeren Zellen fanden sich manchmal zwei Kerne, wie im Querschnitt (Fig. 55) dargestellt.

Die soeben beschriebenen Stadien finden sich, wie der Querschnitt

(Fig. 14) zeigt, in den noch ganz intakten schlauchförmigen Parasiten. Anderseits fand ich sie in einem Individuum, dessen Außenzellen fast ganz degeneriert waren und schließlich frei in der Leibeshöhle der Bryozoen. Ich nehme an, daß normalerweise die jungen Parasiten auf diesem Stadium den mütterlichen Organismus nach dessen Absterben verlassen. Von Wichtigkeit ist es, daß alle Embryonen einen gleichen Bau hatten.

Vergleich der Buddenbrockia mit andern Mesozoen.

Ein Vergleich der *Buddenbrockia* mit den bisher bekannt gewordenen Mesozoen ergibt, daß manche Stadien an solche von Orthonectiden und Dicyemiden erinnern. Immerhin sind die Unterschiede zu beträchtlich, als daß man die *Buddenbrockia* einer der beiden Gruppen ohne weiteres angliedern könnte.

Die Orthonectiden sind Parasiten mariner wirbelloser Tiere. Man fand sie bisher in der Leibeshöhle von Polychäten, in den Bursae von Ophiuren, im Parenchym von Nemertinen und Planarien usw. Im Entwicklungskreis der Orthonectiden treten ungeschlechtliche und geschlechtliche Generationen auf. Erstere sind amöboide, vielkernige Plasmodien, letztere bewimperte, mehr oder weniger gestreckte Formen. Diese entstehen aus den Plasmodien, indem sich einzelne Kerne derselben mit einer dichteren Plasmazone umgeben und so zu Keimzellen werden. Die aus der Furchung der Keimzellen entstehenden Embryonen entwickeln sich zur Geschlechtsgeneration. Diese ist von einem einschichtigen Epithel bedeckt, dessen Zellen in Ringeln angeordnet sind. Der Körper läßt drei Abschnitte erkennen; einen kurzen vorderen, dessen Zellen nach vorn gerichtete Cilien tragen, einen zweiten kurzen, aus unbewimperten Zellen bestehenden Abschnitt und schließlich den hinteren, der den größten Teil des Körpers bildet und mit Wimperepithel bedeckt ist.

Im Innern des Körpers liegt bei den Weibchen entweder eine kompakte Masse von Eizellen (z. B. *Rhopalura*), oder bei andern Arten ein oder zwei Stränge von solchen. Eine besondere Geschlechtsöffnung ist vorhanden. Die Männchen unterscheiden sich von den Weibchen durch die geringere Größe; an Stelle der Eizellenmasse findet sich ein kompakter ovaler Hoden. Einige Arten sind zwitterig.

Es läßt sich nicht leugnen, daß die massiven und die bereits mit Eizellen erfüllten Stadien von *Buddenbrockia* mit den Weibchen von *Rhopalura* einige Ähnlichkeit haben, wie aus den Abbildungen und Beschreibungen von GIARD (1880), METSCHNIKOFF (1881), JULIN (1882), Caullery und Mesnil (1901) und Caullery und Lavallée (1908) hervorgeht. Abweichend ist der Mangel einer Regionenbildung des Körpers, einer Geschlechtsöffnung und der Bewimperung. Falls die parthenogenetische Entwicklung der Eier bei *Buddenbrockia* sich bestätigen sollte, so wären die großen wurmähnlichen Formen wohl eher den Plasmodialschläuchen der Orthonectiden analog zu erachten. Auch der Furchungsprozeß der Eizellen der *Buddenbrockia* scheint viele Ähnlichkeit mit dem der Orthonectiden zu besitzen, wie u. a. aus den Abbildungen von Julin (1882, Taf. I, Fig. 8—21) hervorgeht.

Auch mit den Dicyemiden weist *Buddenbrockia* gewisse Übereinstimmungen auf. Die Dicyemiden bewohnen die Venenanhänge verschiedener Cephalopoden. Sie machen eine komplizierte Entwicklung durch, die mit Generationswechsel verbunden ist. Auf den Entwicklungskreis der Dicyemiden näher einzugehen, ist an dieser Stelle unnötig, und ich verweise daher nur auf die Arbeit von Hartmann (1907), sowie auf den zusammenfassenden Bericht Neresheimers (1908) im Zoologischen Zentralblatt. Hier ist von Wichtigkeit, daß der Körper der Dicyemiden aus zwei Zellschichten besteht, einer Schicht von bewimperten Außenzellen (etwa 20—30), die bei den geschlechtslosen Formen (Agamonten) und Weibchen eine innere Zelle, die sogenannte Axialzelle, bei den Männchen sechs Innenzellen umschließen. Der Körper der Agamonten und Weibchen läßt nach der Beschaffenheit der Außenzellen zwei Regionen unterscheiden; erstens eine sogenannte Kopfkappe, die aus vier zu einer Scheibe vereinigten Zellen (Propolarzellen) und vier bis fünf dahinterliegenden ringförmig angeordneten Zellen (Metapolarzellen) besteht, und zweitens den ganzen hinteren Körperabschnitt. Durch die Verteilung der Zellen der Kopfkappe ist in manchen Fällen eine bilaterale Symmetrie angedeutet. Die Zellen der Kopfkappe haben kürzere Cilien als die des Rumpfabschnittes, dessen lange Cilien bei älteren Exemplaren verloren gehen können.

Die wurmförmigen Stadien von *Buddenbrockia* haben, wie man sieht, mit den Agamonten und Weibchen der Dicyemiden keinerlei Ähnlichkeit. Die Unterschiede bestehen in dem Fehlen einer besonderen Kopfkappe, der Bewimperung, in der größeren Anzahl der Außenzellen, und an Stelle der Axialzelle finden sich zahlreiche Innenzellen, aus denen die Eier hervorgehen. Dagegen besitzen die aus den Eiern hervorgehenden kleinen Formen von *Buddenbrockia* einige Ähnlichkeit mit den Männchen der Dicyemiden. Letztere haben einen ovalen oder birnförmigen Körper mit etwas abgeflachtem Vorderende und spitz zulaufendem Hinterende. Am Vorderende liegen zwei Zellen, welche je einen großen lichtbrechenden, rundlichen Körper enthalten, und ventral hinter ihnen vier kleinere Zellen, der sogenannte Urnendeckel. Der übrige Körper wird von Wimperzellen bekleidet. Von den sechs Innenzellen liegen die zwei größten seitlich und umschließen kapselähnlich die vier kleineren. In diesen letzteren bilden sich die Spermatozoen; sie können nach HARTMANN somit als Ursamenzellen bezeichnet werden.

Die Ähnlichkeit der kleinen, aus der Eifurchung hervorgehenden Stadien der *Buddenbrockia* mit den Männchen der Dicyemiden besteht in der Gliederung des Körpers in zwei Abschnitte und dem Vorhandensein von lichtbrechenden Gebilden in den Zellen des vorderen Poles. Abweichende Merkmale sind besonders der Mangel an Cilien und die Ausbildung des vorderen Poles. Da ich indessen diese Stadien nur auf Schnitten untersuchen konnte, so will ich auf einen weiteren Vergleich verzichten, bis ich lebendes Material beobachtet habe. Ich halte es indessen für nicht ausgeschlossen, daß die betreffenden Stadien der *Buddenbrockia* tatsächlich Männchen sind.

Der Vergleich der *Buddenbrockia* sowohl mit den Orthonectiden als auch mit den Dicyemiden scheint mir zu ergeben, daß trotz einiger Übereinstimmung zu beträchtliche Unterschiede vorhanden sind, als daß man die Gattung *Buddenbrockia* an eine der beiden Gruppen angliedern könnte. Immerhin ist auch zu bedenken, daß mir einstweilen sicherlich nur ein Teil der Formen des Entwicklungskreises von *Buddenbrockia* vorgelegen hat und auch diese nur in konserviertem Zustande. Ich hoffe indessen am gleichen Fundorte lebendes Material beschaffen zu können, so daß es nach genauerer Untersuchung eher möglich sein wird, den Grad der Verwandtschaft mit den erwähnten beiden Mesozoengruppen genauer festzustellen. Immerhin bietet die neue Mesozoengattung *Buddenbrockia*, die erste, welche als Parasit eines Süßwassertieres bekannt wird, genügend Interesse, um die vorliegende noch lückenhafte Veröffentlichung zu rechtfertigen.

Zum Schluß sei es mir gestattet, Herrn Prof. O. BÜTSCHLI für das rege Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegenbrachte, sowie für vielfache Anregung meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Heidelberg, im März 1910.

Literaturverzeichnis.

1908. M. Caullery, et A. Lavallée, La fécondation et le développement des œufs chez un Orthonectide (Rhopalura ophiocomae). In: Compt. rend. Acad. sc. Paris. Vol. CXLVI. p. 40—43.

1901. M. Caullery et F. Mesnil, Recherches sur les Orthonectides. In: Arch. anat. microsc. Vol. IV. p. 381—470. (War mir nicht zugänglich.)

1850. B. C. Dumortier et P. J. van Beneden, Histoire naturelle des polypes composés d'eau douce ou des bryozoaires fluviatiles. Bruxelles. 1850.

1891. W. Flemming, Neue Breiträge zur Kenntnis der Zelle. II. Teil. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXXVII.

1879. Giard, Les Orthonectides, nouvelle classe du phylum des vermes. In: Journal de l'anat. et de la physiol. Tom. XV.

1907. M. Hartmann, Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden. In: Mém. publ. par la classe des sciences de l'Acad. roy. de Belg. nouv. sér. Vol. I.

1882. Ch. Julin, Contribution à l'histoire des Mésozoaires. Recherches sur l'organisation et le développement embryonnaire des Orthonectides. In: Arch. de biol. Tom. III.

1881. E. Metschnikoff, Untersuchungen über die Orthonectiden. In: Diese Zeitschr. Bd. XXXV.

1908. E. Neresheimer, Die Mesozoen. In: Zoolog. Zentralbl. Bd. XV.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Abkürzungen:

az, Außenzellen;
f.z, faserige Zellen;
gl, Grenzlamelle;
iz, Innenzellen;
k, Kern;
lm, Längsmuskelfasern;
lw, Längswulst;
o, Oogonien;
pz, Polzellen.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Ende eines Zweiges einer mit *Buddenbrockia* infizierten *Plumatella repens*.

Fig. 2. Längsschnitt durch einen jungen, schlauchförmigen Parasiten vor der Bildung der Oogonien.

Fig. 3—5. Desgl. Querschnitte.

Fig. 6. Querschnitt durch einen Parasiten nach Bildung der Oogonienschicht.

Fig. 7. Desgl. während der Bildung der Oogonienschicht.

Fig. 8—10. Desgl. Entstehung der Oocyten.

Fig. 11. Querschnitt durch einen jungen kompakten Parasiten.

Fig. 12. Desgl. Oogonienbildung.

Fig. 13. Querschnitt durch einen Parasiten mit ausgebildeten Eiern und beginnender Furchung.

Fig. 14. Desgl. Endstadien der Furchung.

Fig. 15. Partie eines Längsschnittes durch ein Exemplar wie Fig. 12.

Fig. 16 u. 17. Partie eines Querschnittes durch ein Stadium wie Fig. 6.

Fig. 18. Stück eines Längsschnittes durch ein Stadium wie Fig. 6.

Tafel XXIIIa.

Fig. 19. Stück eines Flächenschnittes durch die Außenzellschicht.

Fig. 20. Längsmuskelzellen.

Fig. 21—27. Oogonien in Teilung.

Fig. 28—33. Eier; Richtungskörperchenbildung und erste Teilung.

Fig. 34—47. Furchung.

Fig. 48—53. Längsschnitte durch die aus den Eiern entstandenen eiförmigen Stadien (Männchen?).

Fig. 54—56. Querschnitte durch den hinteren Körperabschnitt derselben.

Fig. 57. Flächenschnitt durch den vorderen Pol derselben (Polzellen).

Studien über die Honigbiene (Apis mellifica).

Von

Prof. Dr. **Enoch Zander**

Erlangen.

III.

Die Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm bei der Biene.

Von

Dr. **Christian Metzer.**

(Aus der Kgl. Anstalt für Bienenzucht in Erlangen.)

Mit 2 Figuren im Text und Tafel XXIV, XXV.

Einleitung.

Obgleich die Kenntnis der Ernährungsphysiologie der Biene für ihre Zucht außerordentlich wichtig ist, wissen wir davon sehr wenig. Die Angaben in den Lehrbüchern sind größtenteils der Phantasie ihrer Verfasser entsprungen und ermangeln der exakten Grundlagen. Um diese Lücke in der Bienenkunde ausfüllen zu können, muß man mit dem Bau des Darmkanales gründlich vertraut sein. Aber nicht einmal darüber kann man sich in der Literatur befriedigenden Aufschluß holen. Daher folgte ich gern einer Aufforderung des Herrn Professor Dr. E. Zander, die Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm der Biene einmal genauer zu untersuchen, um die absonderlichen Deutungen, welche dieser Darmabschnitt gefunden hat, auf ihre Berechtigung zu prüfen.

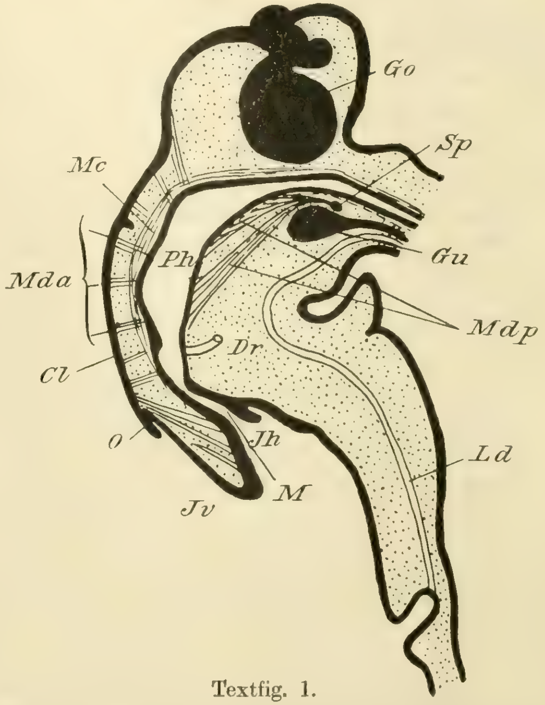
Es sei mir gestattet, meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Professor A. Fleischmann und Herrn Professor E. Zander, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für das Wohlwollen und Interesse, das sie mir stets entgegenbrachten. Ganz besonders bin ich Herrn Professor E. Zander zu Dank verpflichtet, der mich in liebenswürdigster Weise mit seinem Rat und seiner Erfahrung bei der Ausführung dieser Arbeit unterstützte.

I. Der Bau des fertigen Apparates.

Zum besseren Verständnis meiner Untersuchung gebe ich zunächst eine Schilderung des ganzen Vorderdarmes der Biene. Obgleich er nicht der längste Abschnitt des Darmkanals ist, hat er doch die größte topographische Ausdehnung. Während Mittel- und Enddarm (Fig. 34 *Md, Ed*) dicht zusammengedrängt in der größeren analen Hälfte des Abdomens liegen, zieht der Vorderdarm (Fig. 34 *Sp*) durch Kopf und Thorax in die vordere Partie des Hinterleibes etwa bis zum sechsten Segmente. Man kann deshalb an ihm je nach den Körperregionen einen Kopf-, Brust- und Hinterleibsabschnitt unterscheiden. Alle drei Stücke stimmen im Aufbau ihrer Wand überein, wie bereits Schiemenz (9) feststellte. Dem durchgehends sehr niedrigen, stark gefalteten Epithel (Fig. 7 *E*) liegt innen eine chitinöse Intima an, während seine äußere Fläche Ring- und Längsmuskelschichten decken (Fig. 7 *Rm*, Lm_1). Die Ausbildung der einzelnen Wandschichten und die Gestalt des Darmlumens wechselt jedoch sehr, je nachdem wir den Kopf-, Brust- oder Hinterleibsabschnitt studieren.

Der Kopfdarm, der meistens als Pharynx (Textfig. 1 *Ph*) bezeichnet wird, steigt von dem in der Höhe des unteren Kopfschildrandes (Textfig. 1 *Cl*) gelegenen Mundspalt (*M*), der Wölbung der vorderen Kopfwand folgend, nahezu senkrecht nach oben bis zur Fühlerwurzel, dann biegt er ziemlich unvermittelt nach hinten, verläuft eine Strecke weit horizontal, um, zwischen oberem und unterem Schlundganglion (*Go, Gu*) hindurchtretend, schräg abwärts gegen den Thorax zu ziehen. Der aufsteigende Schenkel des Kopfdarmes ist ein in orocaudaler Richtung abgeflachter Kanal (*Ph*), der auf sinnreiche Weise in ein kleines Pumpwerk zum Einsaugen des Nektars und andrer Flüssigkeiten umgewandelt ist. Zu dem Zweck ziehen zwei kräftige Muskeln (hintere Dilatatoren *Md.p*) von einer Querspange (*Sp*) des cephalen Stützgerüstes an die Rückwand des Pharynx. Ihnen gegenüber greifen im Bereiche des Kopfschildes zahlreiche Faserbündel (vordere Dilatatoren, *Md.a*) an seine vordere Wand. Durch die Kontraktionen dieser Muskeln wird der Pharynx ausgedehnt, so daß die in der Rüsselröhre befindliche Flüssigkeit durch den Mund aufsteigt. Ihnen wirken als Constrictoren Muskelzüge entgegen, welche dem Epithel aufliegend längs und quer über den Darm hinziehen (*Mc*). Sie entwickeln sich besonders an der vorderen Wand des Darmes sehr mächtig (*Mc*). Sobald der Mund geschlossen ist, wird der Pharynxinhalt durch ihre Kontraktion in die Speiseröhre gepreßt.

Die durch alternierende Kontraktionen der Dilatatoren und Constrictoren hervorgerufene Saugwirkung wird durch die membranöse Beschaffenheit der chitinösen Intima ermöglicht, die den leisesten Muskelzügen nachgibt. Um der Pharynxwand Halt zu verleihen, ist in die Chitinmembran ein festeres Gerüst eingebaut, das den Namen Schlundplättchen führt; dasselbe gehört der Rückwand des Pharynx an und besteht aus einer dem hinteren Mundrand benachbarten einheitlichen Platte, von der in den Seitenwinkeln des Pharynxraumes zwei lange Chitingräten dorsalwärts gegen das Gehirn strahlen. Sie versteifen den Pharynx nicht bloß in der dorsoventralen Richtung, sondern halten ihn auch in der Querrichtung gespannt. In den plattenförmigen Teil münden bei der Arbeitsbiene dicht hinter dem Munde zwei mächtige Drüsen ein (*Dr*), deren aus zahlreichen isolierten Zelltrauben bestehende Masse sich vor und über dem Gehirn (*Go*) ausbreitet. Man bezeichnet sie am besten als Schlunddrüsen. Ältere Autoren nannten sie Drüsensystem I, auch Supramaxillardrüsen. Sie fehlen den Drohnen vollständig, bei der Königin fand Schiemenz manchmal Rudimente ihrer Ausführungsgänge. Außer diesen beiden Drüsen gibt es im ganzen Vorderdarm keine Spur einer drüsenartigen Bildung.



Textfig. 1.

Medianer Längsschnitt durch den Kopf einer Arbeiterbiene (15/1). *Cl*, Clypeus; *Dr*, Schlunddrüse; *Go*, oberes Schlundganglion; *Gu*, unteres Schlundganglion; *Jh*, hintere Innenlippe; *Jv*, vordere Innenlippe; *Ld*, Labialdrüse; *M*, Mund; *Mc*, Musc. constrict.; *Mda*, Musc. dilatat. ant.; *Mdp*, Musc. dilat. post.; *Ph*, Pharynx; *Sp*, Spange.

Oberhalb der Mündungsstelle der Schlunddrüsen fallen zwei buckelig gegen das Pharynxlumen vorgewölbte Partien auf, die in grubigen Vertiefungen zahlreiche Sinnesorgane tragen.

Nachdem der Pharynx unter beträchtlicher Verengerung seines Lumens sich nach hinten umgebogen und die Gehirnmasse durchbohrt hat, geht er in die überall gleichmäßig enge Speiseröhre über, welche die ventral-mediane Partie des Thorax durchzieht (Fig. 34 *Sp*). Die zarte, in zahlreiche Längsfalten gelegte Wand des Oesophagus (Fig. 7) setzt sich aus einer dünnen Cuticula, einer platten, kaum nachweisbaren Epithellage und feinen längs- und circulär verlaufenden Muskelfasern zusammen, von denen die Längsmuskeln (Fig. 7 Lm_1). die äußerste Lage bilden. Zwischen Epithel und Muskeln soll sich nach Schiemenz und Bordas (1) eine Basalmembran befinden.

Den engen Verbindungsstiel zwischen Brust und Hinterleib rechts neben dem Herzen durchziehend, erweitert sich die Speiseröhre im vordersten Winkel des Hinterleibes zu einer kugeligen Blase (Fig. 34, 21 *H*), die man fälschlich Honigmagen nennt. Da sie infolge ihrer histologischen Übereinstimmung mit der Speiseröhre keine Veränderungen ihres Inhaltes hervorzurufen vermag, sondern lediglich als Reservoir dient, bezeichnet man sie besser als Kropf oder Honigblase. Ihr Fassungsvermögen wird gewöhnlich auf 14—16 cmm angegeben. Nach einer Notiz in der Revue electique enthielt die Honigblase einer von der Tracht heimkehrenden Biene 0,02 g Nektar, so daß etwa 50 000 Füllungen der Blase nötig wären, um ein Kilogramm Nektar zu sammeln. In jedem Füllungszustande liegt sie, rechts und links von den beiden abdominalen Luftsäcken flankiert, der vorderen Wand des Abdomens fest an, so daß jede Verschiebung kopfwärts völlig ausgeschlossen ist (Fig. 20 *H*). Dagegen kann sie sich unter dem Druck der durch die Pharynxpumpe eingepreßten Flüssigkeit nach hinten beträchtlich ausdehnen, so daß der Mitteldarm weit gegen den After gedrängt wird.

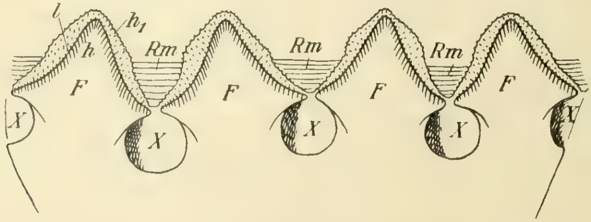
Bei oberflächlicher Betrachtung schließt sich an die Honigblase fast unvermittelt der Mitteldarm mit einer von rechts nach links verlaufenden Schleife an (Fig. 20 *Md*). Das ist jedoch eine Täuschung, denn die Honigblase setzt sich nicht direkt in den Mitteldarm fort, sondern steht mit ihm durch jenen höchst eigenartigen Apparat in Verbindung, der der Gegenstand der folgenden Untersuchung sein soll. Seit SWAMMERDAM (13) ist derselbe noch jedem Beobachter aufgefallen und unter den mannigfachsten Benennungen seit 100 Jahren beschrieben worden. SWAMMERDAM bezeichnet ihn als Pylorus, RAMDOHR (6) als Cardia. CUVIER und DUFOUR (2) nennen ihn gésier, BORDAS (1) appareil masticateur. SCHIEMENZ (9), dem wir die erste ausführlichere Beschreibung verdanken, hält die Bezeichnung

Zwischendarm für sehr passend. Auch die Bezeichnung Verschlußkopf ist gebräuchlich. Aber keiner dieser Namen kennzeichnet den fraglichen Apparat so gut als der von Treviranus (14) gebrauchte Ausdruck: »trichterförmiges Organ«. Da keine Bezeichnung die Form des Verbindungsstückes so trefflich charakterisiert wie diese, nenne ich es zugleich mit Rücksicht auf seine Funktion Ventiltrichter.

Seine äußere Form läßt sich leicht beschreiben. Man denke sich einen winzigen Epitheltrichter von einer Totallänge von 2,2 mm, an dem wir deutlich einen erweiterten Kelch (Fig. 23 *Tr*) und einen langen und engen Stiel (*Vsch*) unterscheiden können, der gegen den Kelch rechtwinkelig abgebogen ist. Der Kelch hat eine Höhe von 1,1 mm und je nach dem Kontraktionszustand einen maximalen Durchmesser von 0,5—0,6 mm. Die Länge des Stieles beträgt von der Umbiegungsstelle an gerechnet etwa 1,1 mm, sein lichter Durchmesser etwa 0,1 mm. Die Mündung des Kelches steht nicht weit offen, sondern wird durch vier dreieckige Klappen (Fig. 27 *F*) geschlossen, die aneinander gelegt einen konisch vorspringenden Deckel bilden. Der Spalt, welcher zwischen den vier Klappen bleibt, hat natürlich eine kreuzförmige Gestalt (Fig. 27). Mit diesen wenigen Worten habe ich die grobe Form des Apparates durchaus korrekt beschrieben. Zum Verständnis seiner morphologischen und funktionellen Bedeutung ist aber die Kenntnis seines feineren Baues und seiner Lage im Körper unerläßlich.

Die Struktur des Apparates hat Schiemenz eingehend untersucht. Ich kann seine Mitteilungen im großen und ganzen bestätigen, wenn auch manche Angaben einer mit besseren Hilfsmitteln gewonnenen Erkenntnis nicht stand zu halten vermögen. Trotzdem bin ich erstaunt, daß seine vortrefflichen Darstellungen so wenig Eingang in die gebräuchlichen Lehrbücher gefunden haben.

Der histologische Aufbau ist im Kelch- und Stielabschnitt total verschieden. Im Kelch läßt sich die gleiche Schichtenfolge wie in der Speiseröhre und Honigblase erkennen. Dem Epithel liegt gegen das Lumen eine chitinöse Intima auf, während es von außen Muskelzüge decken. Aber die Ausbildung der einzelnen Lagen ist ganz anders als an den voran liegenden Teilen des Vorderdarmes. In der Speiseröhre und Honigblase ganz zart, erlangen sie am Kelchabschnitt des Ventiltrichters eine kolossale Mächtigkeit. Die innere Fläche des Epithels überzieht eine in allen Teilen des Trichters ziemlich kräftige Chitintapete, die an der Innenseite der vier Klappen auffallend dick wird (Fig. 35, 36 *E* + *J*). Diese Chitinplatten sind jedoch nicht flach, sondern stark nach innen gewölbt (Fig. 23, 38 *F*), so daß sie nach Entfernung aller Weichteile von außen betrachtet muldenförmig gehöhlt erscheinen (Fig. 38 *F*). Den inneren Rand jeder Klappe umsäumt eine kleine leistenförmige chitinöse Verdickung (Textfig. 2 *l*), auf der eine Reihe sehr schräg in den Trichter hineinragender Borsten (Textfig. 2, Fig. 23 *h*), wie ein Rechen stehen. Bei geschlossenen Klappen greifen die Borsten der gegenüberliegenden Ränder ineinander und sperren wie ein Gitter den kreuzförmigen Eingang in den Trichter. Schneidet man den Trichter auf und breitet ihn flach aus, so verlaufen die Borstenkämme im Zickzack längs den Rändern der Klappen (Textfig. 2 *h*). Distal von dieser Leiste wird die Chitintapete wieder zarter und geht in die Intima der Honigblase über. Infolgedessen bleiben die äußeren Randpartien der Klappen, die unregelmäßig geordnete Härchen (Textfig. 2 h_1) tragen, weich und schmiegsam. Auch gegen den engeren Trichtergrund (Fig. 35 $E + J$) nimmt die Stärke der Chitinschicht allmählich wieder ab. Unmittelbar unter der Berührungsstelle je zweier Klappen befinden sich kreisrunde Bezirke mit besonders schwacher Chitintapete, die nach außen ausgebeult und mehr oder weniger stark in Falten gelegt ist (Textfig. 2, Fig. 23, 38, 39 *x*). Im unverletzten, aufgehellten Präparat fallen diese Partien als helle kreisrunde Stellen auf. Gegen den Stiel zu wird das Chitin immer zarter.



Textfig. 2.

Kelchabschnitt des Ventiltrichters aufgeschnitten, um die Haarkämme zu zeigen (33/1). *F*, Falte; *h*, Haarkamm; h_1, Haare; *l*, Leiste; *Rm*, Ringmuskeln; *X*, seitliche Ausbuchtung an der Basis der Klappen.

Der äußeren Fläche des Kelchepithels liegen drei Muskelschichten auf. Angrenzend an das Epithel bemerkt man zunächst vier Bündel längsverlaufender Fasern (Fig. 35, 36, 38 *Lm*), die in der muldenförmigen Höhlung der Klappen geborgen von der Spitze an den erweiterten Teil des eigentlichen Kelches ziehen; sie heften sich dort an, wo die mächtige Cuticula der Klappen wieder dünner wird (Fig. 35 *Lm*). Auf den engen Grund des Kelches gehen sie aber nicht über

(Fig. 40, 41). Die Längsmuskeln sind eingehüllt in einen dicken Mantel circulär verlaufender Fasern (*Rm*), die sich über den ganzen Kelch verteilen (Fig. 35—41 *Rm*). Am oberen Rande und an der engsten Stelle des Kelches, wo derselbe in den Stiel übergeht, ist die Ringmuskellage am stärksten. Ihr liegen in wesentlich schwächerer Ausbildung wieder Längsfasern auf (Fig. 35—41 Lm_1), die, rings den ganzen Kelch umspinnend, an die Spitzen der Klappen heranstrahlen. Von ihnen zweigen sich am Grunde des Kelches Fasern ab, welche, die Ringmuskelschicht durchziehend, sich an den engeren Teil des Kelches ansetzen (Fig. 35—41 Lm_1).

Die Entwicklung dieses kräftigen Muskelapparates deutet darauf hin, daß der Kelch kein starres Gebilde ist. Wenn man den Apparat an einer frisch getöteten Biene beobachtet, sieht man, daß sich einmal die vier Klappen öffnen und schließen, sodann aber auch, daß sich das Lumen des Kelches wechselnd erweitert und verengert. Diese verschiedenen Zustände, von denen die Fig. 22, 23, 26, 27, 35, 36 eine anschauliche Vorstellung geben, werden durch die Aktion der Muskeln, die dem Trichter aufliegen, veranlaßt. Ihren Anteil an den verschiedenen Bewegungen hat man sich meiner Überzeugung nach bisher nicht ganz richtig vorgestellt. Über die Wirkungsweise der Ringmuskeln kann natürlich kein Zweifel bestehen. Sobald sie sich kontrahieren, wird der ganze Kelch zusammengedrückt; er verliert dabei vollständig die geschilderte konische Form des Trichters und nimmt eine mehr cylindrische Gestalt an (Fig. 26). Seine vier Deckelklappen (*F*) werden fest zusammengepreßt und schmiegen sich mit ihren weichen Rändern innig aneinander. Wie man schon am unversehrten Objekt erkennt, schieben sich die basalen Ecken der Klappen übereinander. Das ist nur möglich, weil sie durch gefaltete weiche Chitinzonen (Fig. 38, 39 *x*) verbunden werden. Durch die Kraft der Ringmuskeln aber werden die Klappen nicht bloß aneinander gedrückt, sondern samt den ihnen aufliegenden Längsmuskeln (Fig. 39 *Lm*) förmlich zusammengeknifft, so daß ihre vorher leichte Wölbung (Fig. 38 *F*) sich in einen scharfen Kiel verwandelt (Fig. 39). Indem die Muskelkontraktionen von der Kelchmündung gegen den Stiel fortschreiten, verengt sich auch der Grund desselben. Es ist wunderbar, zu sehen, daß dabei die vorher vollkommen flach ausgebreitete Wand (Fig. 40) in der Verlängerung der Klappen in fest sich gegeneinander schmiegende Falten legt (Fig. 41), so daß im extremsten Kontraktionszustand der Kelch in seiner ganzen Länge gefaltet erscheint (Fig. 22). Durch diesen Vorgang wird der Ventiltrichter deutlich verlängert. Man erkennt das schon bei äußerlicher Betrachtung (Fig. 22, 23), besser aber noch im Längsschnittbilde (Fig. 35, 36). Den Grad der Verlängerung kann man sehr deutlich aus dem Abstand der Klappenspitzen vom oberen Rande des Ringmuskelmantels berechnen. Derselbe macht nämlich merkwürdigerweise die Streckung des Kelches nicht mit. Nur der chitinöse Kelch und die ihm aufliegenden Längsfasern dehnen sich. Während im Expansionszustand (Fig. 35) des Trichters der freie Rand des Ringmuskelmantels (*Rm*) in gleicher Höhe mit den Klappen (*F*) liegt, überragen im Kontraktionszustand (Fig. 36) die Klappenränder den Muskelmantel etwa um $^1/_{10}$ mm. Da sich bei der Konservierung die Muskeln meistens zusammenziehen, erhält man fast immer nur Schnitte durch den geschlossenen Kelch; auch SCHIEMENZ zeichnet ihn so. Um Schnittbilder durch den ausgedehnten Trichter zu erhalten, muß man eben vor dem Ausschlüpfen stehende Bienen in toto konservieren.

Die Funktion der Längsmuskeln hat man bisher falsch aufgefaßt. Nach SCHIEMENZ werden durch Kontraktion derselben die vier Klappen auseinander gezogen, so daß sie einen Trichter bilden. »Da aber nach der Kontraktion des Verschlußkopfes eine verhältnismäßig große Kraft dazu gehört, die Klappen auseinander zu ziehen, ist auch eine Einrichtung getroffen, den Muskeln bei geringer Kontraktion eine verhältnismäßig große Wirkung zu verschaffen. Diese ist die Verdickung der Zellschicht, ungefähr der Mitte der Muskeln entsprechend. Die Muskeln wirken so in einem nach dem Lumen offenen Winkel. Es wird auf diese Weise derselbe Effekt hervorgerufen wie durch die Verdickung der Gelenkenden unsrer Knochen. Freilich sollte man nun erwarten, daß dadurch der dem Scheitel des Muskels entsprechende Teil der Intima nach innen gedrückt und so an dieser Stelle ein teilweiser Verschluß herbeigeführt würde. Dies wird aber einerseits durch die außerordentliche Stärke der Intima an dieser Stelle, anderseits durch die beinahe Hohlcylinderform der Klappen und ihrer Fortsetzung unmöglich gemacht. Endlich würde auch eine geringe Einbuchtung nicht schaden, da die Intima gerade in dieser Gegend etwas nach außen ausgebogen erscheint.« Bei der Lektüre dieser Darstellung hat man unwillkürlich die Empfindung, daß der Verfasser selbst nicht recht von ihr befriedigt sei. In der Tat ist die Wirkungsweise der Längsmuskeln ganz anders, als SCHIEMENZ sie sich dachte. Um diese zu verstehen, muß man bedenken, daß sich die Längsfasern zwischen zwei ungleich stark chitinisierten Wandpartien ausspannen, dem dicken Klappenbelag und der schwächeren Chitinwand des Kelches.

Sobald sie sich kontrahieren, wird nicht die stärkere, sondern die schwächere Wandpartie nachgeben. Die Folge wird sein, daß sich der Kelch hinter der Basis der Klappen ausbaucht (Fig. 35 *Tr*), zumal die im Kontraktionszustande stark zusammengekniffen Klappen (Fig. 39) dank der Elastizität des Chitins das Bestreben haben, sich wieder auszubreiten, bis sie mit ihren leicht gewölbten Flächen die Kelchmündung begrenzen (Fig. 38). Da die Längsmuskeln nicht bis an den verengerten Grund des Trichters reichen, treten hier die Seitenzweige der äußeren Längsmuskeln (Fig. 35 Lm_1) in Tätigkeit und glätten den vorher eingefalteten Grund wieder aus (Fig. 40). Von außen betrachtet, hat jetzt der Trichter wieder die regelmäßige konische Form, die Fig. 27 veranschaulicht. Durch das Auseinanderweichen der Trichterwand wird er um so viel verkürzt, daß der äußere Chitinbelag seiner Klappen dem Ringmuskelmantel aufliegt (Fig. 35 *Rm*). Durch das abwechselnde Erweitern und Verengern des Trichters muß natürlich eine Saugwirkung auf den Inhalt des angeschlossenen Darmabschnittes ausgeübt werden. Man kann das sehr einleuchtend demonstrieren, wenn man die aneinander gelegten Hände wechselnd krümmt und streckt. Man sieht dann, wie sich der Raum zwischen den Händen vergrößert und verkleinert und die von den Händen in roher Weise nachgebildete Form des Trichters bald mehr cylindrisch, bald konisch wird, genau wie der Ventiltrichter der Biene. Vollkommen synchron mit diesen Bewegungen die Fingerspitzen auseinander zu spreizen ist unmöglich. Ebensowenig kann ich mir vorstellen, daß die Längsmuskeln des Ventiltrichters gleichzeitig die Klappen öffnen und den Kelch erweitern können. Beide Vorgänge spielen sich vielmehr völlig unabhängig voneinander ab. Schon die Tatsache, daß man in den Präparaten den Kelch stark erweitert, die Klappen aber geschlossen findet, spricht gegen die bisherige Darstellung. Für das Öffnen der vier Klappen kommen lediglich die Längsfasern in Frage, die über der Ringmuskelschicht verteilt an die Klappen beranziehen (Fig. 35, 36 Lm_1). Geschlossen werden sie dagegen bei dem Verengern des ganzen Apparates durch die Ringmuskeln.

Der Grund des Kelches, den Schiemenz Hals nennt, geht in den Stiel des Trichters über, der als ein äußerst zarter Schlauch von 1,1 mm Länge und 0,1 mm lichter Weite rechtwinkelig gegen den Kelch abgebogen ist (Fig. 23 *Vsch*). Ich nenne ihn mit Rücksicht auf seine Funktion Ventilschlauch. Im Gegensatz zu dem muskulösen Kelch repräsentiert er sich in der Hauptsache nur als eine Fortsetzung des Kelchepithels und seiner Intima in Form einer Duplicatur, die den

Trichter mit dem Mitteldarm verbindet. Seine beiden Lamellen bestehen aus niedrigen Epithelzellen (Fig. 37 *Ei*, *Ee*), die in spitzige Fortsätze ausgezogen sind. Dazwischen dringen vereinzelte Muskelfasern ein, welche beide Zelllagen zusammenhalten (Fig. 35, 36, 37 *B*). Seine äußere und mehr noch seine innere Wand ist in zahlreiche Falten gelegt, die von einer noch üppiger gefalteten und zerknitterten zarten Intima überkleidet wird (Fig. 37 *J*), die auf den Schnitten in wirren Zügen stets das ganze Lumen auszufüllen scheint. Aus der hinteren Mündung des Schlauches, der etwas verengt und schräg federkielartig zugeschnitten ist, hängt die Intima eine Strecke weit heraus (Fig. 35, 36 *J*).

Nachdem ich den Bau des Verbindungsstückes zwischen Honigblase und Mitteldarm eingehend geschildert habe, will ich seine Lage im Körper und seinen Zusammenhang mit den benachbarten Darmteilen beschreiben. Dieselbe ist höchst merkwürdig und noch von keinem Beobachter richtig dargestellt worden. Selbst Schiemenz, der sehr gut beobachtete, zeichnet den fraglichen Darmabschnitt so, als lägen Honigblase, Verbindungsstück und Mitteldarm in gleicher Linie und in der Längsachse des Körpers. Zu einem solchen Bilde kommt man nur, wenn man den Darm aus dem Körper herausreißt. Konserviert man ihn dagegen vorsichtig im Körper und präpariert ihn erst heraus, wenn er genügend gehärtet ist, so präsentiert sich uns der Ventiltrichter in einer ganz andern Lage. Um dieselbe zu erkennen genügt die makroskopische Betrachtung nicht, denn der Kelch steckt fast vollständig in der Honigblase, und der Ventilschlauch ist im Anfangsteil des Mitteldarmes verborgen (Fig. 21). Auf Schnitten (Fig. 35, 36) und in aufgehellten Präparaten in toto (Fig. 24) sieht man jedoch ohne weiteres, daß der Kelch nicht am Boden der Honigblase in der Verlängerung der Speiseröhre sitzt, sondern an ihrer rechten Seitenwand befestigt ist. Er liegt also (Fig. 20, 21 *Tr*) vollkommen quer zur Längsachse im Körper, so daß seine kreuzförmige Öffnung mit den vier Klappen nach links in die Honigblase hineinschaut. Damit sich die Klappen leicht öffnen und schließen können, ist die mit ihren Rändern zusammenhängende Wand der Honigblase (*H*) ziemlich weit über den Kelch herübergeschlagen (Fig. 21). Sie wird in dieser Lage durch die Muskelzüge erhalten, welche als Fortsetzung ihrer Muskelschichten vom Umschlagsrande den Kelch umspinnend zum Mitteldarm ziehen (Fig. 35 Lm_1). Die vordere Hälfte des Kelches mit den vier Klappen wird auf diese Weise in die Honigblase gezogen, während der engere Grund des Trichters frei liegt (Fig. 21). Je nach dem Kontraktionszustand des Kelches liegt die Wand der Honigblase ihm mehr oder weniger glatt an. Im Expansionszustand (Fig. 27) ist sie prall über die Oberfläche des Kelches gespannt. Bei der Kontraktion dagegen hängt sie in Falten von den Klappen herunter (Fig. 26 *f*). Vom Ventilschlauch sieht man am unverletzten Darm (Fig. 20) keine Spur, weil er seiner ganzen Länge nach in den Mitteldarm (Fig. 20 *Md*) eingestülpt ist als doppelwandiger Kanal, dessen äußere Wand sich mit dem Darmepithel verbindet (Fig. 35 *E*). Da der Mitteldarm in einem scharfen Bogen von der rechten auf die linke Körperseite verläuft, ist auch der Schlauch rechtwinkelig nach hinten gegen den Kelch abgeknickt und nähert sich unter leichter Biegung der linken Wand des Darmes (Fig. 21 *Vsch*).

Zum Verständnis der funktionellen Bedeutung dieses wunderbaren Apparates, der bei der Königin, Arbeiterin und Drohne keine merklichen sexuellen Unterschiede aufweist, ist es notwendig, zu prüfen, ob die geschilderten Einrichtungen eine specifische Eigentümlichkeit der Honigbiene sind, oder allen Hymenopteren zukommen. Ich habe dieser Frage wenig Aufmerksamkeit mehr geschenkt, weil sie bereits von Bordas (1) endgültig entschieden wurde. Er stellte fest, daß sich bei allen von ihm studierten Hautflüglern ein dem Ventiltrichter der Biene homologes und analoges Organ zwischen Vorder- und Mitteldarm befindet. Die Ausbildung der einzelnen Teile unterliegt jedoch manchen Variationen. Dieselben fallen an dem bei allen Hymenopteren durch vier am Rande behaarte Klappen verschließbaren Kelchabschnitt wenig auf. Nur bei Tenthrediniden soll er sehr schwach entwickelt sein. Dagegen schwankt die Länge des Ventilschlauches in weiten Grenzen. Bei *Colpotrichia*, *Cryptus*, *Tenthredo* u. a. eine ganz niedrige Epithelduplicatur, wächst er bei Vespiden zu einem ungeheuer weit in den Mitteldarm hineinreichenden Schlauch aus. Bei *Vespa crabro* ist er zehnmal länger als bei der Biene (Fig. 25 *Vsch*), denn er mißt mehr als 1 cm. Es ist natürlich schwer, für diese wechselnde Entfaltung des Schlauches eine befriedigende Erklärung zu finden. Doch scheint, nach den Abbildungen Bordas' zu schließen, seine Länge in Korrelation zur Länge des Mitteldarmes zu stehen. Nach Bordas' Zeichnungen ist jedenfalls der Schlauch um so kleiner, je kürzer der Mitteldarm bleibt. Dem langen Ventilschlauch der Hornis dagegen entspricht ein sehr langer Mitteldarm (Fig. 19, 25). Auch die topographischen Beziehungen des Apparates zu den benachbarten Darmabschnitten scheinen denen bei der Honigbiene zu ähneln. Obgleich Bordas den Ventiltrichter ausnahmslos in die Längsachse des Darmes einzeichnet, betont er doch bei verschiedenen Species, daß er von der Seite her sich an den Kropf heftet. Ich habe einige Präparate von der Hornis angefertigt und mich überzeugt, daß auch bei ihr der Kelch des Trichters (Fig. 19, 25 *Tr*) quer im Körper liegt und der Ventilschlauch rechtwinkelig gegen ihn nach hinten abgeknickt ist (Fig. 25 *Vsch*). Aber er befindet sich, größtenteils in der Honigblase geborgen, nicht auf der rechten Seite des Kropfes, sondern auf der linken, so daß sich die Klappen nach rechts öffnen (Fig. 25 *Tr*).

Das funktionelle Verständnis kann ferner wesentlich durch die Entscheidung der Frage gefördert werden, ob auch andern Insekten ähnliche Einrichtungen zukommen. Noch niemand hat dieses Problem ernsthaft diskutiert. Nur Ramdohr (6) sprach vor 100 Jahren flüchtig den Gedanken aus, daß der Ventiltrichter dem Vor- oder Kaumagen der andern Insekten, besonders der Orthopteren und Coleopteren vergleichbar sei. Er bezeichnet diesen Darmabschnitt sehr treffend nicht als Kau-, sondern als »Faltenmagen«, da seine Innenwand Längsfalten bildet, deren Oberfläche in der mannigfachsten Weise mit Zähnen und Borsten besetzt ist. Ihre Zahl wechselt: Bei *Tenebrio molitor* treten nur vier, bei *Dyticus striatus* und *Carabus granulatus* acht, vier größere und vier kleinere Falten auf; bei *Locusta viridissima* und *Acheta campestris* sieht man sechs, bei *Curculio lapathi* sogar neun Falten. »Bei einigen Insekten«, führt Ramdohr weiter aus, »finden sich gleichsam Anfänge eines Faltenmagens, welche gemeiniglich in der Speiseröhre versteckt liegen. Zwischen den hierher gehörigen Organen und dem wirklichen Faltenmagen sind die Übergänge indessen so unmerklich, daß es schwer wird, die Grenzlinien zu ziehen.« »Dahin gehört der blumenkelchförmige Magenmund der Wespe, die trichterförmige, innerlich mit vier Schwielen besetzte Verengerung der Speiseröhre bei der *Libellula aenea* und die ähnliche, mit einem hohlen Knopf sich endigende Verengerung derselben bei der *Formica rufa*. Auch die fleischige Wulst, welche sich zwischen dem Magen und der Speiseröhre bei dem *Ichneumon enervator* und dem *Cryptocephalus quattuor punctatus* befindet und einem Faltenmagen ähnlich sieht, läßt sich hierher zählen.« In der Tat kann man sich dem Gedanken an die morphologische Übereinstimmung zwischen dem Ventiltrichter der Hymenopteren und dem Faltenmagen der Orthopteren usw. gar nicht entziehen. Im Expansionszustand wenig deutlich, tritt die Homologie sehr klar hervor, sobald sich bei der Kontraktion die Trichterwand ihrer ganzen Länge nach in vier aneinander gedrängte Falten legt (Fig. 22).

Allerdings ist die Ausbildung und die Lage des Apparates in beiden Insektengruppen total verschieden. Bei den Geradflüglern ein hoch differenzierter, freiliegender Abschnitt des Vorderdarmes, ist er bei den Hymenopteren zu einem winzigen Kegelchen reduziert, das in der Aussackung der Speiseröhre steckt. Dazu liegt der Kaumagen der Heuschrecken und Grillen stets in der Verlängerung der Speiseröhre, während der Ventiltrichter der Hymenopteren stark nach der Seite verschoben ist. Um die Homologie des Ventiltrichters mit dem Faltenmagen der Orthopteren usw. über jeden Zweifel zu erheben, zog ich die Entwicklungsgeschichte zu Rate, die in vollem Umfange die auf vergleichend-anatomischen Untersuchungen basierte Vermutung bestätigte und einen Einblick in höchst merkwürdige genetische Vorgänge eröffnete.

II. Die Entwicklung des Ventiltrichters.

Die postembryonale Entwicklung des Vorderdarmes der Hymenopteren hat meines Wissens noch niemand eingehend studiert. Abgesehen von Karawajew (3), der histogenetische Angaben über den Darmkanal von *Lasius flavus* machte, beschreibt nur Bordas (1) einige Entwicklungsstadien des Darmes von *Vespa germonica*. Aber diese anscheinend nur auf makroskopischen Beobachtungen begründeten Schilderungen geben uns keine klare Vorstellung von den gewaltigen Form- und Lageveränderungen, die der vorderste Abschnitt des Darmkanals während der Nymphenzeit erleidet.

Um einen genauen Einblick in diese morphogenetischen Vorgänge zu gewinnen, habe ich vom Ende der Larvenzeit an zahlreiche aufeinander folgende Nymphenstadien in Quer-, Transversal- und Längsschnittserien zerlegt und das Vorderdarmende in Wachs rekonstruiert. In den Fig. 10—18 sind die wichtigsten Modelle bei gleicher Vergrößerung (25 : 1) reproduziert.

Bevor ich mit der Schilderung meiner Befunde beginne, will ich kurz an die Eigentümlichkeiten des Larvendarmes erinnern (Fig. 28). Von seinen drei Abschnitten prädominiert der Mitteldarm (*Md*), der als weiter wurstförmiger Sack fast den ganzen Körper vom zweiten bis elften Segment erfüllt. Mit der zunehmenden Körpergröße weitet sich sein Lumen immer mehr aus, weil er, hinten blind geschlossen, die sich ansammelnden Kotmassen nicht an den Enddarm abgeben kann. Der Vorder- und Enddarm bleiben dagegen kurz und eng (*Vd*, *Ed*). Während der letztere mit einer kurzen Schlinge die drei letzten Segmente durchzieht, reicht der Vorderdarm nur bis in die hintere

Partie des ersten Segmentes (*I*), um nach einer leichten Erweiterung in den Mitteldarm einzumünden. An den Rändern der Mitteldarmpforte hängt eine kleine trichterförmig sich verengende Ringfalte in den Mitteldarm hinein, die das Zurücktreten von Nahrungsmassen aus dem Mitteldarm in den Vorderdarm verhindert (*R*). Infolgedessen stauen sich die Kotmassen im hintersten Teile des Mitteldarmsackes auf. Gegen Ende der Larvenzeit gibt die sich verdünnende Scheidewand zwischen Mittel- und Enddarm dem Druck der Nahrungsmassen nach, wie Rengel (8) es sehr hübsch bei *Vespa* beschrieben hat, so daß der gesamte Darminhalt in kleinen Portionen nach und nach entleert werden kann. Nach der Defäcation, etwa am 6. Tage ihrer Lebenszeit, spinnt sich die Bienenlarve in einen zarten Kokon ein, während die Arbeitsbienen die Zelle mit einem porösen Deckel aus Wachs und Blütenstaub schließen. Mit diesem Moment setzen die kolossalen Veränderungen ein, welche zur Bildung des neuen Darmes führen. Die histolytischen Prozesse, durch welche der alte Darm eingeschmolzen und durch einen neuen ersetzt wird, zu verfolgen, lag nicht in dem Plan dieser Untersuchung. Meine ontogenetischen Studien setzen erst ein, sobald die Grundzüge des Nymphendarmes festgelegt sind.

Durch die Histolyse (Fig. 29) wird die Gliederung des Darmes nicht berührt; ja sie tritt sogar noch deutlicher hervor, weil von Beginn der Nymphenzeit an auch Vorder- (*Vd*) und Mitteldarm (*Md*) blind aneinander stoßen. Die Längenverhältnisse der einzelnen Darmabschnitte sind wenig geändert. Dagegen hat die Metamorphose die Unterschiede in der Weite der einzelnen Darmabschnitte gänzlich verwischt. Der Darm ist in allen Teilen ein enger, annähernd gleich weiter Kanal, der wie bei der Larve als gerader Schlauch den jungen Nymphenkörper mit Ausnahme einer Schleife im Enddarm (*Ed*) durchzieht. Der Vorderdarm, der in leichtem Bogen von der ventral gelegenen Mundöffnung zwischen oberem und unterem Schlundganglion hindurchgeht (*Gc*, *Gu*), hat sich zwar etwas gestreckt, aber seine Berührungsstelle mit dem Mitteldarm liegt noch weit vorn im Bereiche des künftigen Brustabschnittes.

Im Gegensatz zu der Angabe von Bordas, daß bei der jungen Nymphe die Bildung der Honigblase usw. noch nicht zu beobachten sei, können wir bereits in diesem frühen Stadium, in dem die Nymphe noch nicht einmal die Larvencuticula abgestreift hat, an Schnitten und Modellen eine primitive Differenzierung des Vorderdarmendes deutlich erkennen. Wir sehen unter dem dritten Segment (Fig. 29 *III*) eine ganz schwache Erweiterung (*H*) der engen Speiseröhre (*Sp*), welche die erste Andeutung der Honigblase markiert; dahinter erhebt sich das Epithel in Form von vier winzigen Längswülsten (Fig. 13, 29 *F*), die, keilförmig in den Vorderdarm vorspringend, ein kreuzförmiges Lumen umgrenzen (Fig. 3 *E*). Daran schließt sich ein kleiner undifferenzierter Abschnitt des Vorderdarmes (Fig. 29 *V*), der blind geschlossen unmittelbar an den Mitteldarm anstößt. Wir erkennen ohne Mühe in diesen Bildungen die Anlage des Ventiltrichters.

Diese Verhältnisse ändern sich zunächst wenig. Abgesehen von einer geringen Größenzunahme der geschilderten Teile fällt nur auf, daß die ganze Anlage in der folgenden Zeit offenbar kopfwärts vorgeschoben wird; denn in dem nächsten Stadium, das ich modellierte, liegt der Endabschnitt des Vorderdarmes im Bereiche des großen Mesosternums (Fig. 30 *II*). Trotzdem ist der Vorderdarm länger geworden, weil sein Kopfabschnitt (*Kd*), mit dem Wachstum des Kopfes Schritt haltend, sich ventralwärts beträchtlich gestreckt hat (Fig. 30 *Kd*). Die Honigblase hat sich erweitert (Fig. 13 *H*). Da die Trichterfalten (*F*) kräftiger hervortreten, markiert sich auch der undifferenzierte Endabschnitt (*V*) deutlicher. Vom Grunde des letzteren erhebt sich ein auch in allen folgenden Stadien erkennbares kleines Epithelzäpfchen (Fig. 13 *V*).

Hand in Hand mit diesen Veränderungen fängt der Mitteldarm (Fig. 30 *Md*) an, sich von hinten her zu erweitern. Da in diesem Stadium die Gliederung des Körpers in Brust und Hinterleib bereits erkennbar ist, können wir am Mitteldarm einen weiteren im Abdomen gelegenen und einen engen, den Thorax durchziehenden Vorderabschnitt unterscheiden.

Die Ontogenese lehrt also klar und deutlich, daß bereits in der Übergangsperiode von der Larven- zur Nymphenzeit mit Ausnahme des Ventilschlauches alle wesentlichen Teile des abdominalen Vorderdarmabschnittes erkennbar sind. Weit mehr überrascht aber die Tatsache, daß diese Teile nicht in der Körperpartie gebildet werden, die sie später beherbergt. Obgleich Brust und Hinterleib äußerlich schon herausmodelliert sind, finden wir die Anlagen des Ventiltrichters weit vorn im Brustraum dicht hinter dem Kopf. Es läßt sich voraussehen, daß der definitive Zustand nicht bloß durch die feinere Modellierung, sondern vor allen Dingen durch eine Verschiebung der Anlagen nach hinten erreicht werden kann. Ferner zeigen Schnitte und Modelle, daß die einzelnen Teile, die im ausgebildeten Zustande winkelig zueinander gestellt und teilweise ineinander geschoben sind, sich im

Anfang der Nymphenzeit in der Längsachse des Körpers als Differenzierungen eines einheitlichen Schlauches hintereinander reihen, die fest und unverrückbar nicht bloß miteinander, sondern auch mit dem Mitteldarm zusammenhängen. Dieser Umstand ist für das Verständnis der Wirkungsweise des ganzen Apparates außerordentlich wichtig, wie ich im nächsten Kapitel auseinandersetzen werde. Höchst merkwürdig ist schließlich die Tatsache, daß die erste Anlage eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Kontraktionszustand des fertigen Ventiltrichters zeigt. Ein Vergleich der Fig. 13 und 22 läßt die Übereinstimmung beider Stadien klar erkennen, denn sowohl bei der jungen Nymphe, wie im Kontraktionszustand ist der Ventiltrichter seiner ganzen Länge nach in vier eng aneinander gedrängte Falten gelegt. Der Unterschied besteht lediglich darin, daß die Falten bei der Nymphe in der Längsachse des Körpers liegen, während sie beim erwachsenen Tiere quer zu ihr stehen. Die weitere Entwicklung führt nach und nach den Kontraktionszustand in das Expansionsstadium über. Bevor ich aber diesen Vorgang schildere, muß ich des histologischen Aufbaues der primitiven Anlage gedenken.

Auch die Grundzüge des histologischen Baues werden zu Beginn der Nymphenzeit festgelegt. Aber die Ausbildung der Wandschichten weicht noch in mancher Beziehung von der bei dem ausgebildeten Tier herrschenden Regel ab. Das fällt besonders am Epithel auf. Bei dem ausgewachsenen Insekt ist der Vorderdarm fast durchgehends von einem ganz niedrigen Plattenepithel ausgekleidet. Den Vorderdarm der jungen Nymphe zeichnet dagegen eine sehr hohe cylindrische Zellschicht aus, auf die bereits Bordas hingewiesen hat (Fig. 6 *E*). Die Kerne liegen meistens in der Mitte der Zellen oder mehr ihrer distalen Partie genähert. Nach Bordas birgt jede Zelle neben dem Hauptkern zwei, drei und mehr Nucleoli. Ob diese Angabe zutrifft habe ich nicht näher geprüft; doch ist eine Häufung der Kerne in der Mitte der Zellen, wie man auf Querschnitten sieht, unverkennbar. In der Speiseröhre ist die Epithelschicht außerordentlich hoch. Die Epithelzellen der primitiven Honigblase (Fig. 8 *E*) sind niedriger, aber breiter. In den Verschlußfalten (Fig. 3, 4 *E*) stehen die Kerne sehr dicht gedrängt in der Mitte des Epithels. Im Gegensatz zum Vorderdarm besteht das Epithel des Mitteldarmes aus niedrigen kubischen Zellen mit mehr basal gelagerten Kernen. Eine zarte chitinöse Intima (*J*) bedeckt in allen Darmabschnitten bereits die innere Fläche des Epithels. In der Speiseröhre und der Honigblase erkennt man gut auch die homogene Membran, welche den Epithelschlauch außen überzieht. Bordas nennt sie Basalmembran, Schiemenz Membrana propria. Über der Basalmembran liegen Muskeln, die, kontinuierlich über Vorder- und Mitteldarm hinziehend, in längs- und ringsverlaufenden Faserschichten geordnet sind. Die Anordnung der beiden Schichten soll nach Bordas und Schiemenz beim fertigen Tiere in allen Teilen des Vorderdarmes gleich sein, indem einer inneren Ringmuskellage sich äußere Längsmuskeln anschließen. Für die frühesten Entwicklungsstadien trifft das nach meinen Beobachtungen nicht ganz zu. Auf dem Epithel des Oesophagus und der Honigblase liegt eine ganz dünne Lage von Längsmuskeln (Fig. 6 *Lm*), auf die nach außen eine stärkere Ringmuskellage (*Rm*) folgt. Anders gestalten sich die Verhältnisse auf der äußeren Oberfläche des Faltenabschnittes. Die innere Längsmuskellage läßt sich nicht mehr auf der ganzen Oberfläche des Epithelschlauches nachweisen, sondern ist in vier etwas stärkere Bündel zusammengezogen, die sich in den äußeren Furchen der Epithelfalten eine Strecke weit nach hinten verfolgen lassen (Fig. 3 *Lm*). Sie erreichen jedoch nicht einmal die Länge der Epithelfalten, sondern enden etwa in der Mitte des gefalteten Abschnittes (Fig. 4). Im Verbindungsstück (Fig. 5) sieht man keine Spur mehr von ihnen. Diese Ausläufer der inneren Längsfaserlage repräsentieren die Anlagen der mächtigen Längsmuskeln, die später den Klappen aufliegen. Die Ringmuskellage (*Rm*) der Speiseröhre und Honigblase setzt sich dagegen kontinuierlich nicht bloß auf den Endabschnitt des Vorderdarmes, sondern auch auf den Mitteldarm fort. Über den Längsmuskeln der Epithelfalten wird sie besonders mächtig (Fig. 3, 4 *Rm*) und liefert das Material für die starken Ringmuskeln zum Verengern des Klappenapparates. Das Verbindungsstück umschlingen sie in schwächerer, aber gleichmäßiger Lage (Fig. 5 *Rm*), um an der Berührungsstelle des Vorder- und Mitteldarmepithels noch einmal anzuschwellen. In wesentlich schwächerer Ausbildung setzen sie sich auf den Mitteldarm fort. Zu der Ringmuskellage gesellt sich von der Honigblase an eine dünnere äußere Längsmuskellage, die ohne bemerkenswerte Differenzierungen auf den Mitteldarm übergeht (Fig. 3 bis 5 Lm_1).

Nachdem die Grundzüge des definitiven Zustandes während der ersten Tage des Nymphenlebens fixiert sind, setzt ein energisches Wachstum aller Darmabschnitte ein. Während sich auch die vordere Hälfte des Mitteldarmes (Fig. 14 *Md*) allmählich ausweitet, streckt sich der Vorderdarm beträchtlich in die Länge. Auf dem nächsten Stadium, von dem ich in Fig. 31 einen medianen Längsschnitt und in Fig. 10

u. 14 Modelle reproduzierte, hat sich die Länge der Speiseröhre und der Honigblase nahezu verdoppelt (Fig. 14 *Sp* u. *H*). Im Endabschnitt des Vorderdarmes ist das Längenwachstum dagegen sehr gering. Der Faltenteil (*F*) samt dem Verbindungsstück (*V*) hat sich nach genauen Messungen nur von 0.72 mm auf 0.88 mm verlängert. Infolge des Längenwachstums werden Honigblase, Faltenabschnitt und Verbindungsstück gegen das Abdomen nach hinten geschoben (Fig. 31). Während sie im vorhergehenden Stadium innerhalb des zweiten Segmentes lagen, befinden sie sich jetzt größtenteils im dritten und vierten Segment (Fig. 31 *III*, *IV*). Die Berührungsstelle zwischen Vorder- und Mitteldarm, in der vorhergehenden Phase in der hinteren Partie des Mesothorax gelegen, gelangt auf diese Weise fast bis an den postsegmentalen Rand des vierten Körperringes (Fig. 31 *IV*). Gleichzeitig ändert der Vorderdarm seinen Verlauf. Während er bisher von den Schlundganglien an in seiner ganzen Länge fast horizontal den Thorax durchzog (Fig. 30), behauptet für die Folgezeit nur die Speiseröhre (Fig. 31 *Sp*) ihre ursprüngliche Lage. Der Endabschnitt von der Honigblase an wendet sich dagegen unter einem sehr stumpfen Winkel schräg nach hinten und unten. Diese Verschiebung ist augenscheinlich bedingt durch die tiefe Einschnürung, welche zwischen dem vierten und fünften Segmente vom Rücken her einschneidend den Körper immer deutlicher in Thorax und Abdomen gliedert (Fig. 30, 31 *IV* u. *V*). Dadurch wird der ganze Darmtractus dieser Region gegen die Bauchwand herunter gedrückt.

Hand in Hand mit diesen Verlagerungen gehen mancherlei Formwandlungen. Der Kopfdarm beult sich gegen die vordere Kopfwand aus (Fig. 31 *Kd*). Der Querdurchmesser der Honigblase nimmt besonders gegen den Rücken beträchtlich zu (Fig. 10 *H*). Die größere vordere Hälfte der vier Epithelfalten (Fig. 14 *F*) tritt kräftig hervor. Gegen das Verbindungsstück (*V*) zu dagegen macht sich etwa vom Ende der Längsmuskeln an eine zunächst noch wenig markierte Verflachung derselben bemerkbar (Fig. 14 *F*), so daß die Lichtung dieses Abschnittes weiter wird. Da sich gleichzeitig die Wand etwas ausbaucht, tritt die Faltenkammer auch bei äußerlicher Ansicht (Fig. 10 *F*) als leichte Anschwellung hinter der Honigblase (*H*) zutage. Durch diese Vorgänge wird die allmähliche Expansion des Ventiltrichters eingeleitet. Sie berühren die Strukturverhältnisse jedoch sehr wenig. Ihre geringfügigen Veränderungen zu schildern, verlohnt sich nicht, zumal die Morphogenese des Vorderdarmes unsre vollste Aufmerksamkeit beansprucht.

Obgleich sich an der äußeren Gestalt der Nymphe wenig ändert, schreiten die geschilderten Vorgänge unter der Nymphenhaut sehr rasch weiter. Vor allen Dingen imponiert die mächtige Entfaltung der Honigblase (Fig. 11, 15 *H*). Da das Längenwachstum der Speiseröhre mit der Erweiterung der Honigblase Schritt hält, rückt die Honigblase, den Faltenteil und das Verbindungsstück vor sich herschiebend, rasch gegen den Hinterleibsstiel vor. Auf dem in Fig. 32 abgebildeten Längsschnitt ist die Berührungsstelle zwischen Vorder- und Mitteldarm so weit nach hinten geschoben, daß Faltenteil (*F*) und Verbindungsstück (*V*) bereits im Anfangsteil des Hinterleibes liegen. Die Honigblase (*H*) zwängt sich gerade in den enger gewordenen Hinterleibsstiel hinein. Um ihn bei ihrer Weite passieren zu können, legt sich ihre Wand in zahlreiche Längsfalten (Fig. 11, 15, 32 *H*).

Angesichts der enormen Wachstumsenergie der Honigblase frappiert die Tatsache, daß Faltenteil und Verbindungsstück auch nicht das geringste Längenwachstum mehr verzeichnen lassen. Der Längendurchmesser dieser Abschnitte ist bereits für alle Zukunft festgelegt. Der Abstand der vorderen Faltenkante vom Mitteldarm ändert sich nicht mehr. Dagegen erleidet dieser Teil des Vorderdarmes eine gründliche Ummodellierung. Die bereits im vorigen Stadium einsetzende Ausweitung der hinteren Hälfte des Faltenschlauches führt zu einer mächtigen Aufbauchung des ganzen Abschnittes, die auch äußerlich deutlich erkennbar ist (Fig. 11 *F*). Die Aufblähung erfolgt auf Kosten der Epithelfalten (*F*), deren hintere Hälfte nach und nach vollständig verstreicht (Fig. 15 *F*). Ihre vordere Partie dagegen modelliert sich jetzt um so stärker heraus in Gestalt von vier keilförmig, schräg gegen die Honigblase vorspringenden Epithelwülsten (*F*). Da das Verbindungsstück (*V*) eng bleibt, zeigt dieses Stadium schon sehr klar die charakteristische trichterförmige Höhlung des fertigen Apparates, die mit dem Lumen der Honigblase durch einen Gang von kreuzförmigem Querschnitt in Verbindung steht. Während dieser Verschiebung krümmt sich der Mitteldarm nach rechts herüber, so daß ihn der Medianschnitt nicht mehr in seiner ganzen Länge trifft (Fig. 32 *Md*).

Damit hat die Entwicklung des Vorderdarmes dasjenige Stadium erreicht, auf dem man die morphologische Bedeutung seiner Abschnitte klar erkennen kann. Die vergleichend-anatomische Betrachtung hat es im höchsten Grade wahrscheinlich gemacht, daß wir trotz der starken Modifikation, welche das Organ bei den Hymenopteren erfahren hat, in dem Ventiltrichter der Honigbiene ein Homologon des

Kau- oder Faltenmagens der übrigen Insekten erblicken müssen. Bei der erwachsenen Biene ist die morphologische Erkenntnis durch die Ineinanderschachtelung und Verlagerung der fraglichen Teile erschwert. Auf diesem frühen Entwicklungsstadium, an dem die sekundären Veränderungen noch nicht eingetreten sind, schwindet jeder Zweifel an dieser Deutung. Genau wie bei den Orthopteren usw. schließt sich an die kropfartige Erweiterung der Speiseröhre ein gefalteter Darmabschnitt, der durch ein kleines undifferenziertes Stück mit dem Mitteldarm in Verbindung steht. Allerdings zeigt schon die erste Anlage des Faltendarmes bei den Hymenopteren eine starke Reduktion, indem an Stelle der zahlreicheren Längsfalten der meisten Insekten nur vier Epithelleisten angelegt werden. Aber der einfache Bau kann uns in der morphologischen Auffassung nicht beirren, denn die topographischen Beziehungen stimmen genau mit den Verhältnissen bei andern Insekten überein. Die weitere Entwicklung verwischt dann die anfängliche Ähnlichkeit mehr und mehr, da die sekundäre Modellierung und Orientierung des Faltenmagens in Anpassung an die besonderen Bedürfnisse bei den Hymenopteren wesentlich andre Bahnen einschlägt, als bei den Orthopteren usw.

Gewissermaßen dem Zuge des Mitteldarmes folgend, rückt die Honigblase sehr rasch durch den immer enger werdenden Hinterleibsstiel hindurch und gelangt so in den vordersten Abschnitt des Abdomens (Fig. 33). Sobald sie die Verbindung zwischen Thorax und Abdomen passiert hat, beginnt eine neue Periode in der Entwicklung des Vorderdarmes, in deren Verlauf diejenigen Eigentümlichkeiten herausgebildet werden, welche den abdominalen Vorderdarmabschnitt der Hymenopteren von dem der Orthopteren unterscheiden.

Zunächst wird die bisherige Orientierung der einzelnen Vorderdarmkammern total geändert. Während sie bei Nymphen, deren Augen schwach rötlich durch die Cuticula hindurch schimmern, noch in der Längsachse des Körpers hintereinander liegen, wird durch die Krümmung des Mitteldarmes der Ventiltrichter von der Längsrichtung abgezerrt und auf die rechte Körperseite gezogen (Fig. 16 *F*). Er schaut daher nicht mehr von hinten in die Honigblase hinein, sondern etwas schief von der Seite. Die Honigblase selbst (Fig. 16 *H*), deren Wand sich unterdessen ausgeglättet hat, wird durch diese Verlagerung nicht irritiert. Sie baucht sich in der Verlängerung des Oesophagus nach links hinten und oben auf und nimmt ihre definitive Lage in der linken Hälfte des fünften und sechsten Segmentes ein (Fig. 33, 34 *V*, *VI*). Dadurch ist schon jener winkelige Verlauf angedeutet, den wir im ersten Teil als charakteristisch für das Verbindungsstück zwischen Vorder- und Mitteldarm hervorgehoben haben. Noch immer sind aber seine einzelnen Abteilungen hintereinander gereiht, da der Klappenabschnitt und das Verbindungsstück sich außerhalb der Honigblase befinden. Das ändert sich nun bald. Hat der Ventiltrichter seine definitive Lage auf der rechten Körperseite eingenommen, so stülpt sich die mit ihm zusammenhängende Wand der Honigblase allmählich über seine Muskellagen (Fig. 16—18 *H* u. *F*). Dieser Prozeß, dessen Beginn schon in Fig. 16 erkennbar ist, schreitet so lange fort, bis die Wand der Honigblase (*H*) den Faltenteil des Apparates (*F*) vollständig eingehüllt hat, so daß die Klappen, zu einem konisch vorspringenden Deckel zusammengelegt, ganz in die Honigblase hineingezogen werden (Fig. 17 u. 18 *F*). Auf diese Weise erhält auch die äußere Fläche der vier Klappen einen zarten Epithelüberzug. Zwischen den beiden Epithellagen gesellen sich zu den drei Muskelschichten der Klappen die Längs- und Ringfasern der Honigblase, die von ihrem Umschlagsrand in Form eines den Klappenapparat umspinnenden Netzwerkes zum Mitteldarm ziehen. Durch diese Vorgänge verliert der abdominale Abschnitt des Vorderdarmes beträchtlich an Länge. Ein Vergleich der Modelle 10, 11, 12, die in der gleichen Vergrößerung photographiert sind, läßt das deutlich erkennen.

Die Modellierung des Klappenapparates nähert sich mehr und mehr dem fertigen Zustand. Die Innenwand jeder Klappe wölbt sich gegen das Trichterlumen stark vor (Fig. 18 *F*). Mit ihren Rändern hart aneinander stoßend, helfen sie den Deckel bilden, welcher den Ventiltrichter von der Honigblase trennt. Unmittelbar hinter der Verbindungsstelle je zweier Falten macht sich eine kreisrunde, ziemlich tiefe Nische bemerkbar (Fig. 17, 18 *X*), die auch am fertigen Apparat deutlich auffällt.

Mit diesen Veränderungen gehen histologische Differenzierungen der Speiseröhre und Honigblase Hand in Hand, die in erster Linie das Epithel betreffen. Die Zellen flachen sich ab und schrumpfen mehr und mehr zu dünnen Platten zusammen. Trotzdem erscheint die Wand nicht dünner, weil sich der durch das Abflachen der Zellen stark vergrößerte Epithelmantel gleichzeitig in dicht gedrängte Falten legt (Fig. 7 u. 9 *E*). Dadurch gewinnt man vom Schnittbild sogar den Eindruck, als würde die Wand ständig dicker. Diese Faltung unterbleibt in dem Teile der Honigblasenwand, der über den Verschlußkopf geschlagen ist. Er liegt als zarte, kaum nachweisbare Membran auf der Oberfläche der Klappen. Die Epithelzellen der vier Falten, deren Kerne sich unter der Intima gruppieren, bleiben sehr hoch, weil hier später eine starke Chitinabscheidung erfolgen muß.

Obgleich der ganze Apparat, abgesehen von der Chitinisierung nahezu vollendet ist, bemerkt man nicht das geringste von der Anlage des Ventilschlauches. Das Mitteldarmepithel, aus dem man ihn seiner Lage nach wohl abzuleiten geneigt wäre, bleibt völlig unverändert. Ja, es verkümmert an der Berührungsstelle mit der Vorderdarmwand mehr und mehr. Erst bei Nymphen, deren Augen schon ganz dunkel pigmentiert sind, beginnt die Bildung des Ventilschlauches, aber in ganz andrer Weise, als man nach dem fertigen Zustand erwarten sollte. Statt vom Mitteldarm ausgehend nach hinten zu wuchern, nimmt er seinen Ursprung vom Vorderdarm und wächst zunächst in die Lichtung des Faltentrichters hinein. Um die Zeit, da sich die Honigblase über den Verschlußkopf zieht, erhebt sich das Epithel am Vorderrand des Verbindungsstückes in Gestalt eines gegen die Höhlung des Ventiltrichters vorragenden doppelwandigen Ringwalles (Fig. 1, 17 *Vsch*). Diese Ringfalte wuchert mächtig und, da sie keinen ihrer Wachstumsenergie entsprechenden Platz findet, legt sich das Epithel in dichte Falten, die schräg gegen die Mündung des Ventiltrichters gerichtet sind (Fig. 1 *Vsch*). An dieser Bildung beteiligt sich jedoch zunächst nur das Epithel, das auf der äußeren und inneren Oberfläche des Ringwalles aus niedrigen Zellen besteht. Später dringen spärliche Muskelfasern (Fig. 2 *Rm*) zwischen die Ringfalten ein, welche beide Epithellamellen zu einer einheitlichen Platte verlöten. Kurze Zeit bevor die Nymphe ihr enges Zellengefängnis verläßt, stülpt sich die Epithelduplicatur, die Scheidewand zwischen Vorder- und Mitteldarm zerreißend, nach hinten in den Mitteldarm hinein (Fig. 18 *Vsch*). Dabei wird die innere Wand des Ringwalles die mit dem Mitteldarmepithel zusammenhängende äußere des Ventilschlauches (Fig. 18), während die äußere, zahlreichen nach hinten hängenden Falten den Ursprung gebend, das Lumen des Schlauches auskleidet. Offenbar geschieht das Umstülpen ganz plötzlich, denn es wollte mir trotz eifrigsten Bemühens nicht gelingen, Zwischenstadien dieses Vorganges zu erhalten. Wie dem aber auch sein mag, auf jeden Fall erscheint es mir äußerst interessant, daß der Ventilschlauch, den man am fertigen Tier leicht dem Mitteldarm zurechnen möchte, ein Derivat des Vorderdarmes ist. Die anale Grenze des Vorderdarmes liegt also viel weiter hinten, als man nach dem anatomischen Befund vermuten sollte. Damit erledigt sich die Behauptung SCHÖNFELDS (11, S. 23, 42), daß der Ventiltrichter ein Teil des Mitteldarmes sei, von selbst. Bei dem

Umstülpen folgt der Schlauch der Krümmung des Mitteldarmes und legt sich nach und nach seiner medialen Wand an, so daß er in einem deutlich ausgesprochenen rechten Winkel zu dem voranliegenden Trichter steht. Die rechtwinkelige Anordnung wird dadurch mehr ausgeprägt, daß sich der Ventiltrichter in der Folgezeit vollkommen senkrecht zur Körperachse stellt (Fig. 18 *F*).

Nachdem alle Teile des Vorderdarmes angelegt sind, fördert die weitere Entwicklung nur ihre feinere Modellierung. Während sich das Lumen des Faltentrichters mehr und mehr ausbaucht, treten die vier Nischen an der Basis der Klappen (Fig. 18 *x*) deutlicher hervor. Am inneren Rande jeder Verschlußfalte bildet sich eine Epithelleiste (Fig. 18 *l*). Im Ventilschlauch nimmt die Faltung der Innenwand zu, so daß sie in scheinbar wirrem Durcheinander und nach hinten herunterhängenden Falten liegt.

Unterdessen hat die Chitinisierung begonnen. Die Intima der Speiseröhre und der Honigblase bleibt sehr dünn und legt sich den Unebenheiten des Epithels folgend in zahlreiche Falten (Fig. 9). Das Epithel selbst wird immer undeutlicher. Auf der gewölbten Innenfläche der Verschlußklappen erfolgt eine außerordentlich starke Chitinisierung. Gegen die Tiefe des Trichters dagegen bleibt die Chitinabscheidung spärlicher. Besonders in den seitlichen Nischen (Fig. 18 *X*) ist die Chitintapete zart und nachgiebig. Auf dem vorspringenden Epithelkamm, der den freien Innenrand jeder Klappe umsäumt, bilden sich nach innen vorspringende lange Borsten (Fig. 23 *h*), die wie ein Rechen in die Höhlung des Verschlußkopfes hineinschauen. Daran schließen sich nach außen spärlicher und unregelmäßiger geordnete kurze Haare. Im Verbindungsstück und Ventilschlauch wird nur eine sehr dünne Intima abgeschieden, die, alle Falten überziehend, eine kleine Strecke weit über die hintere Öffnung des Epithelschlauches hinaus in den Mitteldarm hineinhängt.

Damit ist die Entwicklung des Vorderdarmes der Biene vollendet. Ihr Studium fördert folgende wichtige Ergebnisse zutage: 1) Sämtliche Teile des im Abdomen liegenden Verbindungsstückes zwischen Honigblase und Mitteldarm sind Differenzierungen des blind geschlossenen Vorderdarmes, die während der frühesten Nymphenzeit als hintereinander gereihte Kammern eines einheitlichen Schlauches weit vorn im Thorax angelegt und sekundär in das Abdomen verlagert werden. 2) Der Faltentrichter der Honigbiene ist dem Kaumagen der übrigen Insekten homolog.

III. Die physiologische Bedeutung des Ventiltrichters.

Der wunderbare Bau des Ventiltrichters hat von jeher zu Betrachtungen über seine physiologische Bedeutung angeregt. Die Ansichten der Autoren gehen jedoch weit auseinander und sind um so absurder, je weniger exakte Beobachtungen ihnen zugrunde liegen. Wohl stimmen alle darin überein, daß der trichterförmige, in die Honigblase hineinragende Klappenapparat die Nahrungszufuhr zum Mitteldarm reguliert, aber über die Art und Weise seiner Tätigkeit herrscht nicht die wünschenswerte Einigkeit. Während Ramdohr (6) und Bordas (1) ihn für einen Kauapparat halten, sieht Schiemenz (9) mit Dufour (2) und Treviranus (14) seine Hauptaufgabe darin, bei gefüllter Honigblase dieselbe ganz gegen den Mitteldarm abzuschließen.

»Schon bei vollständig leerer Blase liegen die Klappen«, schreibt Schiemenz (S. 79, Abs. 2), »ziemlich eng aneinander an, und die schon an und für sich enge kreuzförmige Öffnung wird auch noch ein gutes Teil durch die Borsten versperrt. Sammelt die Biene nun Honig, um ihn einzutragen, so hat sie nur nötig, den so überaus stark entwickelten Ringmuskel zu kontrahieren, und der Verschlußkopf samt Hals wird seiner ganzen Länge nach dicht geschlossen. Die Lücken zwischen den Klappen und ihren Fortsätzen werden durch die vorspringenden Wülste versperrt, und von oben her endlich lagern sich die den Klappen besonders seitlich ansitzenden Häute auf die Ritzen zwischen denselben.«

Anderseits befähigt er die Biene aber auch, nach Bedarf durch Öffnen der Klappen Futter von der Honigblase zum Mitteldarm zu schaffen. Schiemenz denkt sich diesen Vorgang folgendermaßen:

»Wenn nun aber die Biene fressen will, so kann der Pollen durch die enge Ritze nicht durchdringen; es muß also die Öffnung vergrößert werden. Dies geschieht durch die Kontraktion der Längsmuskeln, welche, in Tätigkeit gesetzt, die Klappen so auseinander ziehen, daß dieselben einen Trichter bilden, der wohl geeignet ist, den Pollen aufzunehmen. Die sonst den Verschluß mit herstellenden Borsten bilden nun für die oft mit Stacheln und Tuberkeln besetzten Pollenkörner einen passenden Gleitapparat.«

Auch Schönfeld (10), der in einem ausführlichen Aufsatz seine Gedanken niedergelegt hat, äußert ähnliche Ansichten. Seine mangelhafte exakte Schulung verleitet ihn jedoch zu ganz unhaltbaren Spekulationen. Nachdem er in der breitschweifigsten Weise die meines Wissens von niemand aufgestellte Behauptung, daß der Ventiltrichter keine »passive, nur mechanisch wirkende Klappe« sei, »die durch den Druck des im Honigmagen befindlichen Honigs geschlossen wird«, diskutiert hat, erklärt er das Organ für einen, dem Willen der Biene unterworfenen Apparat. Er geht dabei von der, meiner Ansicht nach, falschen Voraussetzung aus, daß der Besitz quergestreifter Muskulatur die willkürlichen Bewegungen verbürge. Das trifft wohl für die Wirbeltiere zu, braucht aber deshalb keine Geltung für die Insekten zu haben, zumal dieselben, soweit wir unterrichtet sind, überhaupt nur quergestreifte Muskelfasern besitzen. In anthropomorpher Weise schildert er die Tätigkeit des Ventiltrichters. »Die Bienen halten die Lippen desselben geschlossen, wenn sie keinen Honig trinken und keinen Pollen essen wollen, und sie öffnen sie, wenn sie trinken oder essen wollen.« Er glaubt daher dies Organ »mit gutem Recht einen Magenmund nennen zu können. Der Ernährungskanal im eigentlichen Sinne beginnt demnach bei der Biene nicht mit ihrem äußeren Munde, sondern mit diesem inneren. Der äußere Mund ist nur die Hand, mit welcher die Biene die Nahrungsstoffe ergreift, der Honigmagen ist die Vorratskammer, in der sie sie niederlegt, und der innere Mund ist das eigentliche Freßwerkzeug.« Kontrahiert sie die Längsmuskeln ihres Magenmundes, »so schießt in die entstandene Höhlung sofort ein Tröpfchen Honig«.

Eine geradezu phantastische Schilderung entwirft Schönfeld von der Aufnahme des Pollens (Seite 456, Abs. I, Zeile 1—16).

»Etwas schwieriger, aber im höchsten Grade interessant, vollzieht sich das Verzehren des Pollens. Begreiflicherweise wird der Magenmund nur diejenigen Pollenkörner ergreifen können, die unmittelbar vor seiner Öffnung liegen. Das setzt notwendig voraus, daß der Pollen im Honigmagen schwimmt. Die Lippen brauchen sich aber nicht von ungefähr und aufs ungewisse hin zu öffnen, um nach Pollen zu schnappen. Der Mund hat einen Bart. Sobald Pollenkörner diese Tastborsten berühren und dadurch ihre Nähe vor der Öffnung kund tun, greifen die Lippen zu. Ein Entweichen der Pollenkörner aus der Magenmundhöhle bei erneuertem Öffnen der Lippen verhindern dann die auf der Leiste der Intima stehenden, nach hinten gerichteten Haare. So lange nun viel Pollenkörner im Honigmagen schwimmen, wird durch die peristaltische Bewegung desselben immer neuer Vorrat vor die Lippen geschoben, und das Essen bietet keine Schwierigkeiten dar. Hat die Biene jedoch nur wenig Pollen mit ihrem äußeren Munde aufgenommen, aber auch das Wenige soll gleichwohl verzehrt werden, dann müssen die Pollenkörner von dem Magenmunde aufgesucht werden, indem er wie ein Fisch in der Honigblase hin und her gleitet und die begegnenden Pollenkörner ergreift.«

Ich habe diese Ansichten nach Möglichkeit durch das Experiment geprüft und bin zu dem Resultat gelangt, daß der Ventiltrichter vorzüglich geeignet ist, die Nahrungszufuhr zum Mitteldarm zu regeln, sei es, um den Eintritt des zur Honigbereitung bestimmten Nektars aus der Honigblase in den Mitteldarm durch festes Schließen der Klappen zu verhüten, sei es, um dem Körper in kleinen Portionen Nahrung zuzuführen. Über die Art der Nahrungszufuhr hege ich jedoch eine andre Meinung als SCHÖNFELD. Trotz wiederholter Beobachtung an frisch getöteten Tieren habe ich mich nicht davon überzeugen können, daß der Pollen von den Lippen gepackt wird. Pollenkörner, die man vor die Trichtermündung bringt, wandern auch dann in denselben, wenn die klaffenden Lippen sich gar nicht bewegen. Sie gleiten, wie von einem Strom geführt, in die Kelchhöhle und passieren in rascher Folge den Ventilschlauch. Diese Beobachtung findet in der eigenartigen Anordnung der Muskulatur und ihrer Wirkungsweise ihre Erklärung. Wie ich im ersten Abschnitt ausführlich geschildert habe, ist der Trichter ein kleines Pumpwerk, das sich unter der Einwirkung der Längs- und Ringmuskeln erweitert und verengert. Kontrahieren sich bei geöffneten Klappen die Längsmuskeln, so strömt das in der Honigblase befindliche Futter in den Trichter ein. Verengert sich das Lumen unter dem Druck der Ringmuskeln, so wird die Nahrung bei geschlossenen Lippen in den Mitteldarm gepreßt. Selbstverständlich kann, wie auch SCHÖNFELD betont, nur in Flüssigkeit aufgeschwemmter Pollen aufgenommen werden, denn auf trockene Massen würden die Pumpbewegungen des Trichters keinen Einfluß haben. Dabei haben, wie SCHIEMENZ meint, die Rechenhaare am Rande der Klappen für den hermetischen Verschluß keine Bedeutung. Sie wirken vielmehr, wie SCHÖNFELD richtig bemerkt, wie ein Gitter, das wohl den Nektar in die Honigblase zurücktreten läßt, aber die Pollenkörner im Kelche zurückhält. Dieser Umstand könnte sogar zu der Annahme verleiten, daß der Trichter imstande wäre, den Nektar von suspendierten Pollenkörnern zu befreien, gewissermaßen zu filtrieren, bevor er in die Zellen entleert wird.

Irgendwelche Evolutionen führt der Ventiltrichter in der Honigblase nicht aus. Abgesehen von dem Spiel der Klappen nimmt man am lebenden Objekt keine Lageveränderungen wahr. Das ist schon deshalb unmöglich, weil er durch seine mächtigen Muskelzüge, die sich kontinuierlich über Vorder- und Mitteldarm hinziehen, an letzteren gekettet ist. Selbstverständlich liegt er, je nach dem Füllungszustande der Honigblase der Einmündungsstelle der Speiseröhre näher oder ferner, aber irgendwelche Bedeutung für die Nahrungsaufnahme kommt diesen passiven Verlagerungen nicht zu, denn bei seiner queren Lage ist seine Mündung stets von der Speiseröhre abgewendet. Er kann daher auch nicht, wie wohl manchmal behauptet wird, in die Speiseröhre hineinkriechen, um die Nahrung direkt aus ihr zu empfangen.

Mechanische Veränderungen erleiden die Pollenkörner im Ventiltrichter nicht. Sie gleiten vielmehr unbeschädigt in den Mitteldarm, so daß der Ventiltrichter entgegen der Ansicht von BORDAS und RAMDOHR nicht als Kauapparat angesprochen werden kann.

Auch über die Funktion des in den Mitteldarm hineinhängenden Ventilschlauches herrscht keine Einigkeit. Die meisten Autoren sind der Ansicht, daß diese Einrichtung, die nicht bloß der erwachsenen Biene, sondern in schwächerer Ausbildung auch der Larve zukommt und überhaupt eine generelle Eigentümlichkeit der Hymenopteren ist, den Rücktritt des Speisebreies aus dem Mitteldarm in die Honigblase verhindert. SCHIEMENZ z. B. erblickte darin seine einzige Aufgabe, »denn bei der leisesten Kontraktion der Muskeln des Magendarmes und beim Andringen des Speisebreies collabiert nicht nur der äußerst zarte und nur aus der Intima bestehende untere Teil des Zapfens und schließt die schon an und für sich enge Öffnung, sondern auch der ganze Zapfen wird zur Seite gedrückt und zusammengepreßt.«

Ähnlich äußert sich BORDAS. SCHÖNFELD aber vertritt die gegenteilige Ansicht. In einem längeren Aufsatz aus dem Jahre 1880, und nachdrücklicher noch in seiner 1897 erschienenen Broschüre über die Ernährung der Honigbiene (12), sucht er den Nachweis zu führen, daß der sog. von SCHIEMENZ u. a. als Drüsensecret angesprochene Futtersaft, den die Bienen ihren Larven verabreichen, aus dem Mitteldarm stammt, obgleich nach seinem eignen Geständnis noch niemand jemals Futtersaft in der Honigblase gefunden hat. »Zieht die Biene«, schreibt er (Bienenzeitung 1880, S. 123), »kräftig und schnell ihren Chylusmagen zusammen, so muß ein Teil seines Inhalts notwendigerweise in den Honigmagen getrieben werden, der nun seinerseits sofort die an der Trennungsstelle zwischen ihm und dem Chylusmagen aufhörende Zusammenziehung des letzteren aufnimmt und fortsetzt. Die Zusammenziehung des ersten Muskelringes am Pylorus schließt die Klappe, und jede weitere ruckweise erfolgende Kontraktion des Honigmagens treibt den Chylus durch Speiseröhre und Mund in die Zelle.

Daß dieser Vorgang, weil er stoßweise erfolgt, sich blitzschnell vollzieht, und daß er der Biene, die eine weltkundige und berühmte Virtuosin im Erbrechen ist, ebensowenig Beschwerden macht, als uns das Hinunterschlingen einer saftigen Auster, wird uns gewiß ebenso begreiflich erscheinen, als der Umstand, daß man noch nie im Honigmagen Chylus gefunden hat: er hat, von der energischen Muskelkraft getrieben, so wenig Zeit sich darin aufzuhalten, als ein Bissen in unserer Speiseröhre.« Ganz genau beschreibt er diesen Vorgang in seiner oben erwähnten Broschüre (S. 47):

»Sobald die Biene den Honigmagen nur um einen viertel oder halben Millimeter erhebt, wird die äußerst zarte Intima, welche das untere Ende der Einstülpung bildet, bei ihrer winzigen Länge selbstverständlich nicht zur Seite gedrückt, sondern, dem Zuge des Honigmagens nach vorn folgend und die Zellschicht aufrollend, unfehlbar nach oben in die Öffnung durch Ausstülpung gezogen. Wird dann gleichzeitig, wie das beim Erbrechen der Fall sein muß, der obere nach links sich krümmende Teil des Chylusmagens infolge der Muskelkontraktion in eine gerade Richtung gestreckt und der Mageninhalt nach vorn auf die Einstülpung gepreßt, so muß diese natürlich, dem vorstoßenden Mageninhalt weichend, vollends sich ausstülpen und dem Inhalt freie Bahn machen. Ich habe mich durch oft wiederholte Versuche überzeugt, daß auf diese Weise eine Ausstülpung erfolgt. Legt man den Honig- und Chylusmagen mit unverletztem Verbindungsdarm so unter das Deckglas des Mikroskops, daß der Honigmagen auf der einen Seite etwas über den Rand des Deckgläschens hinausragt, um von einer Pinzette ergriffen werden zu können und treibt dann durch gelinden und schnellen Druck auf die entgegengesetzte Seite des Deckgläschens den Inhalt des Chylusmagens nach vorn, während man gleichzeitig den Honigmagen mit der Pinzette nur einen halben Millimeter vorzieht, so kann man den Speisebrei wie durch ein Spritzenrohr aus dem Magenmunde herausschießen sehen. Nachdem ich einige Übung gewonnen hatte, mißlang mir das Experiment nur selten.«

Aber damit ist nach SCHÖNFELD der Zweck des Ventilschlauches noch lange nicht erschöpft. Obgleich ihm nicht der Schein eines Beweises zu Gebote steht, schildert er in einem 1886 erschienenen Aufsatz über die physiologische Bedeutung des Magenmundes (12) den Ventilschlauch als eine Einrichtung, welche dem Klappentrichter auch jene oben erwähnten wundersamen Evolutionen in der Honigblase gestattet, um die Pollenkörner aufzufischen:

»Wenn die Biene,« sagt er (S. 456, Abs. 1), »die Ringmuskeln an dem unteren Teile des Magens kontrahiert, so werden Honigmagen und Magenmund, indem sich die Einstülpung ausstülpt, nach vorn oder oben gezogen. Dadurch wird die innere Höhlung des Honigmagens verkleinert und der Pollen somit in einen engeren Raum zusammengedrängt, und da die Kontraktionen der Muskeln immer ruckweise erfolgen, wird es dem Magenmunde, weil sein Hals sich verlängern kann, möglich, wie ein Fisch hin und her zu gleiten und die begegnenden Pollenkörner zu ergreifen.«

Noch größere Dienste leistet nach Schönfeld die Einstülpung der Biene beim Erbrechen des Honigs (S. 456, Abs. 2):

»Durch die energischen Muskelkontraktionen, welche das Erbrechen bewirken und welche naturgemäß von hinten nach vorn erfolgen, wird der Honigmagen blitzschnell und rückweise nach vorn geschnellt. Wäre nun das Halsstück fest mit dem Chylusmagen verbunden, so liefen die zarten Häute jedesmal Gefahr einzureißen. Indem sie sich jedoch ausstülpen, wird jeder Gefahr begegnet. Daß die Einstülpung in der Tat geschaffen ist, um gegebenenfalles wieder ausgestülpt werden zu können, zeigt auch eine zweite Längsmuskellage, welche den Magenmund mit dem Chylusmagen verbindet, wie das Netz einen Luftballon mit seiner Gondel.«

Schönfeld wurde zu diesen ganz absurden Vorstellungen wohl durch seine schlechten Präparate und Zeichnungen verleitet, nach denen der Ventilschlauch als eine Epithelduplicatur in der Verlängerung der Speiseröhre in den Mitteldarm hineinhängt. Er übersieht jedoch völlig, daß er ontogenetisch wohl als eine Epithelduplicatur entsteht, aber seine beiden Wandschichten bei der erwachsenen Biene nicht getrennt bleiben, sondern miteinander und mit der Mündung des Mitteldarmes durch Muskelgewebe verbunden sind, welche eine Ausstülpung der Duplicatur unter allen Umständen verhindern. Außerdem hat das ganze Verbindungsstück eine total andre Lage, als man bisher glaubte. Wie ich mit aller Deutlichkeit gezeigt habe, sind seine beiden Abschnitte rechtwinkelig gegeneinander abgeknickt. Es ist ganz undenkbar, daß sich der Schlauch durch die Biegungsstelle hindurchstülpen kann. Selbst wenn man die Biegung künstlich beseitigt, kann man den Schlauch erst dann aus dem Mitteldarm herausziehen, wenn die Muskelzüge zwischen Trichter und Mitteldarm zerrissen sind. Im Bienenkörper tritt aber die von Schönfeld postulierte Gefahr einer Zerreißung der Honigblase beim Erbrechen des Honigs überhaupt nie ein, weil der spiralige Verlauf des Mittel- und Enddarmes alle Volumveränderungen der Honigblase spielend leicht ausgleicht. Außerdem liegt die Honigblase, wie ich oben betont habe, der vorderen Wand des Abdomens so fest an, daß sie sich gar nicht nach vorn verschieben kann. Besonders lächerlich wirkt die Auffassung Schönfelds, wenn man sich vorzustellen versucht, daß die Hornis ihren riesig langen Ventilschlauch umstülpen wolle. Bei seiner Länge müßte er zum Munde heraushängen. Auch ist gar nicht einzusehen, welche Aufgabe das Organ bei jenen Hymenopteren haben sollte, welche wie die Holzwespen, Blattwespen und Raubwespen usw. weder Futtersaft bereiten, noch Honig und Pollen einsammeln.

Aber nicht bloß die anatomischen Tatsachen, auch das Experiment spricht mit aller Deutlichkeit gegen die Abstraktion Schönfelds. Wie man es auch anstellen mag, auf keine Weise gelingt es, Speisebrei durch den Mitteldarm in die Honigblase zu drücken. Selbst wenn man den Klappentrichter wegschneidet oder die Biegung des Ventiltrichters künstlich beseitigt, tritt keine Spur von Flüssigkeit aus der Schnittstelle heraus. Ganz besondere Mühe habe ich auf Nachahmung des oben angegebenen Versuches verwandt. Unendlich oft haben Professor Zander und ich nach der von Schönfeld beschriebenen Methode den Mitteldarminhalt durch das Verbindungsstück in die Honigblase zu drücken versucht. Es ist uns aber kein einziges Mal gelungen. Offenbar ist Schönfeld einer durch seine schlechten Hilfsmittel bedingten Täuschung zum Opfer gefallen, für die ich allerdings keine Erklärung weiß. Selbst wenn man den Ventilschlauch mit Gewalt aus dem Mitteldarm herauszerrt, gelingt es nicht, den Speisebrei in die Honigblase zu pressen. Er blieb bei meinen häufigen Versuchen regelmäßig am Beginn des Kelchteiles stehen. Dagegen sah ich wiederholt sehr deutlich, daß sich der Ventilschlauch beim leisesten Druck auf das Deckglas an die Wand des Mitteldarmes legt. Die Spekulationen Schönfelds erweisen sich somit als völlig unhaltbar. Dagegen bestätigt das Experiment die auf dem anatomischen Befund begründete Deutung von Schiemenz, Bordas und andern.

Der Ventiltrichter der Biene und der Hymenopteren muß daher nach wie vor als ein Organ angesehen werden, das die Nahrungszufuhr zum Mitteldarm reguliert und den Rücktritt des Speisebreies aus dem Mitteldarm in die Honigblase verhindert.

Die winkelige Gestalt des Verbindungsstückes hat ferner die Folge, daß der Speisestrom zum Mitteldarm möglichst verlangsamt wird, indem er in vielfachen Windungen in den Mitteldarm gelangt. Das aus der Speiseröhre in die Honigblase fließende Futter muß sich unter einem rechten Winkel nach rechts wenden, um an die Mündung des

Ventiltrichters zu gelangen, aus dem es unter abermaliger Biegung nach hinten durch den Ventilschlauch in den Mitteldarm dringt. Denselben Weg kann es aber nicht zurückgehen, weil bei der Kontraktion des Mitteldarmes der Ventilschlauch zusammenfällt und sich der linken Wand des Mitteldarmes anlegt. Außerdem schließt der hervorhängende Teil der zarten Intima die an sich schon sehr enge Mündung unter dem Druck des andringenden Darminhaltes.

Dieses Resultat steht in vollem Einklang mit der Deutung, die Plateau (5) dem Kaumagen der Insekten überhaupt gegeben hat. Nach ihm repräsentiert dieser Vorderdarmabschnitt keinen Kauapparat, sondern reguliert den langsamen Zufluß der Nahrung aus dem Kropf in den Mitteldarm und verhindert den Rücktritt des Speisebreies aus dem Mitteldarm in den Vorderdarm. Der Ventiltrichter ist also dem Kaumagen der übrigen Insekten nicht bloß homolog, sondern hat auch völlig analoge Funktionen.

Erlangen, im Juni 1910.

Literaturverzeichnis.

1. M. L. Bordas, Appareil glandulaire des Hyménoptères. Ann. sc. nat. Zool. sér. 7. Tom. XIX. 1895.
2. Léon Dufour, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Neuroptères. Mém. prés. par div. sav. à l'Acad. sc. de l'Inst. France, sc. math. et phys. Tom. VII. 1841.
3. Karawajew, Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus. Diese Zeitschr. Bd. LXIV. 1898.
4. Planta, Über den Futtersaft der Bienen. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. XII. 1888.
5. F. Plateau, Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes. Mém. de l'acad. roy. de Belgique. Tom. XLI. 1. Part. 1875.
6. Karl August Ramdohr, Abhandlung über die Verdauungswerkzeuge der Insekten. Herausgegeben von der naturforschenden Gesellschaft in Halle. 1811.
7. Réaumur, Physikalisch-ökonomische Geschichte der Bienen. Übersetzt von C. C. O. v. S. 1759.
8. Rengel, Über den Zusammenhang von Mittel- und Enddarm bei Larven von Hymenopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXXV. 1903.
9. P. Schiemenz, Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene nebst einem Anhange über das Riechorgan. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
10. Schönfeld, Die physiol. Bedeutung des Magenmundes der Honigbiene. Arch. f. Anat. u. Physol., physiol. Abt. Jahrg. 1886.

11. Schönfeld, Die Ernährung der Honigbiene. Jahrg. 1897.
12. Über Futtersaft- u. Wachsbereitung. Nördl. Bienenztg. Bd. XXXVI. 1880.
13. Swammerdam, Bibel der Natur. 1738.
14. Treviranus, Über die Saugwerkzeuge usw. bei den Insekten, in Vermischte Schriften anatom. u. physiol. Inhalts. Bd. II. Bremen 1817.
15. K. Wilde, Untersuchungen über den Kaumagen der Orthopteren. Arch. f. Nat. 43. Jahrg. Bd. I. 1877.

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnung der Abkürzungen in den Figuren:

A, After;
B, Bindegewebe;
E, Epithel;
Ed, Enddarm;
Ee, äußeres Epithel;
Ei, inneres Epithel;
F, Falte;
f, Falten des Honigblasenepithels;
Go, oberes Schlundganglion;
Gu, unteres Schlundganglion;
H, Honigblase;
h, Haare;
I, Intima;
Ih, hintere Innenlippe;
Iv, vordere Innenlippe;
Kd, Kopfdarm;
l, Leiste;
Lm, innere Längsmuskeln;
Lm_1, äußere Längsmuskeln;
M, Mund;
Md, Mitteldarm;
N, Nerv;
R, Ringwall;
Rm, Ringmuskeln;
Sp, Speiseröhre;
Tr, Trichter;
V, Verbindungsstück;
Vd, Vorderdarm;
Vsch, Ventilschlauch;
X, seitliche Ausbuchtung des Kelches an der Basis der Klappen.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Anlage des Ventilschlauches (100/1).

Fig. 2. Längsschnitt durch die Anlage des Ventilschlauches, älteres Stadium, bei dem Muskeln (*Rm*) zwischen die Epithelfalten gewuchert sind (100/1).

Fig. 3—5. Drei aufeinander folgende Querschnitte durch die Anlage des Trichters (100/1).

Fig. 3. Durch den Faltenteil in der Gegend der inneren Längsmuskeln (*Lm*).

Fig. 4. Durch den Faltenteil hinter den Längsmuskeln.

Fig. 5. Durch das Verbindungsstück.

Fig. 6 u. 7. Schnitte durch die Speiseröhre (150/1).

Fig. 6. Am Beginn der Nymphenzeit.

Fig. 7. Auf einem älteren Stadium.

Fig. 8 u. 9. Querschnitt durch die Honigblasenwand (150/1).

Fig. 8. Am Beginn der Nymphenzeit.

Fig. 9. Auf einem älteren Stadium.

Fig. 10—18. Aufeinander folgende Entwicklungsstadien des Verbindungsstückes (25/1).

Fig. 10—12. Seitenansicht von außen.

Fig. 13—18. Innenansicht des Verbindungsstückes von der Dorsalseite gesehen.

Fig. 19 u. 20. Topographie des Darmkanals von *Vespa crabro* (3/1), Fig. 19 und *Apis mellifica* (6/1) Fig. 20, von der Dorsalseite gesehen. Aufgenommen mit Leitz Microsummar 80 mm.

Fig. 21. Modell des Verbindungsstückes (18/1).

Fig. 22 u. 23. Ventiltrichter.

Fig. 22. Trichterabschnitt in Kontraktion (33/1).

Fig. 23. Trichterabschnitt in Expansion (33/1).

Fig. 24. Verbindungsstück der Biene (10/1).

Fig. 25. Verbindungsstück von *Vespa crabro* (10/1).

Fig. 26. Trichter in Kontraktionsstellung von der Honigblase aus gesehen (43/1).

Fig. 27. Dasselbe Organ in der gleichen Ansicht bei Expansion (43/1).

Tafel XXV.

Fig. 28—34. Längsschnitte durch aufeinander folgende Larven und Nymphenstadien einer Arbeitsbiene, um die Verlagerung und Modellierung des Verbindungsstückes zu illustrieren (7/1).

Fig. 35 u. 36. Transversale Längsschnitte durch das Verbindungsstück (33/1).

Fig. 35. Bei Expansion des Trichters.

Fig. 36. Bei Kontraktion des Trichters.

Fig. 37. Querschnitt durch den Ventilschlauch (80/1).

Fig. 38 u. 39. Querschnitt durch den Kelch an der Klappenbasis (33/1).

Fig. 38. Bei Expansion.

Fig. 39. Bei Kontraktion.

Fig. 40 u. 41. Querschnitt durch den engeren Grund des Trichters (33/1).

Fig. 40. Bei Expansion.

Fig. 41. Bei Kontraktion.

Der Bau und die Entwicklung des Schultergürtels und der Brustflossen bei den Teleostiern[1].

Von

Privatdozent **K. Derjugin.**

(Aus dem Laboratorium des Zoolog. Instituts der K. Univ. zu St. Petersburg.)

Mit 8 Figuren im Text und Tafel XXVI—XXVIII.

Inhalt.

Seite
Einleitung 572

I.

1. Über die Bildung der somatopleuralen Verdickung und der Muskelknospen in der Brustflossenanlage von *Lophius piscatorius* 574
2. Allgemeine Zusammenfassung 582

II.

1. Der Bau und die Entwicklung der Skeletelemente des Schultergürtels und der Brustflossen bei einigen Teleostiern 592
2. Übersicht der Literatur 612
3. Allgemeine Zusammenfassung 620
4. Der Bau des Skelets des Schultergürtels und der Brustflosse bei den Teleostiern 636

Schluß 638
Nachtrag 644
Literaturverzeichnis 645
Erklärung der Abbildungen 651

Einleitung.

In dem XCI. Bande, Heft 4 dieser Zeitschrift ist eine Abhandlung von mir über die Entwicklung der Brustflosse und des Schultergürtels bei *Exocoetus volitans* erschienen. Nach der Veröffentlichung derselben setzte ich meine Untersuchungen über die gleichen Fragen in bezug auf andre Vertreter der Knochenfische fort und habe jetzt die Möglichkeit, diese Beobachtungen zusammenzufassen; gleichzeitig werde ich den Nachweis dafür erbringen, daß die Prozesse der Entwicklung des Schultergürtels und der Brustflosse, wie ich sie bei *Exocoetus* beschrieben hatte, nicht einzig und allein dastehen, sondern den gewöhnlichen Entwicklungstypus darstellen; es sind dabei nur einige wenige Abweichungen zu bemerken, welche den ganzen Charakter der Entwicklung nicht ändern können. Einige Momente in der Entwicklung der Brustflossen bei andern Knochenfischen ermöglichen es außerdem, dasjenige, was beim Studium einer einzigen Form nicht so bestimmt ausgedrückt ist und durch sekundäre Erscheinungen undeutlich gemacht wurde, näher aufzuklären. In der Entwicklung von *Lophius* war es mir gelungen, eine besonders deutliche Ausprägung der Muskelbildung der paarigen Flossen auf Kosten der sehr stark hervortretenden Muskelknospen zu finden. Stellt man diese Erscheinungen den früher von mir bei *Exocoetus* beschriebenen, sowie meinen neuen Beobachtungen hinsichtlich der Entwicklung von *Salmo* gegenüber, so kann, meiner Ansicht nach, die Frage über die Beteiligung der Muskelknospen an der Bildung der Muskeln der paarigen Flossen bei den Teleostei im positiven Sinne gelöst werden. Infolgedessen habe ich bei den andern von mir untersuchten Arten mein Augenmerk hauptsächlich auf den Bau und die Entwicklung des Schultergürtels und der Brustflossen gerichtet, indem diese Erscheinungen in bezug auf die Teleostier in sehr ungenügender Weise untersucht worden waren.

---

[1] Diese Arbeit ist in russischer Sprache in den »Travaux de la Société Impériale des Naturalistes de St. Pétersbourg, Vol. XXXIX, L. 4, 1909, erschienen.

Da für die Untersuchung der Entwicklung der Knochenfische, bei welchen die Zellenelemente verschiedener Kategorien einander sehr ähnlich sind, der technischen Seite eine wesentliche Bedeutung zukommt, so wurde dieser von mir eine ganz besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

Außer den gewöhnlichen Farben, wie Boraxkarmin, Hämatoxylin (nach Delafield, Ehrlich, Heidenhain), Hämatoxylin mit Eosin, benutzte ich das neue Hämatoxylin nach H. Held, welches alle Fibrillenelemente ganz besonders deutlich hervortreten läßt (Fig. 13), wobei viele Gewebe verschiedene Farbentöne annehmen.

Für die Farbendifferenzierung der Skeletelemente wandte ich eine dreifache Färbung an. Zuerst wurde das Objekt auf gewöhnliche Weise in toto mit Boraxkarmin gefärbt, hierauf in Schnitte zerlegt und mit Indigokarmin (gelöst in 70°igem Alkohol) gefärbt. Das überflüssige Indigokarmin wurde mit Alkohol von 70° ausgezogen, und hierauf die Schnitte auf einige Minuten in Safranin getaucht. Weiter folgte

Alkohol von 90°, nur auf einige Minuten, dann absoluter Alkohol, Xylol, Kanadabalsam. Der Erfolg der Färbung hängt davon ab, wieviel Indigokarmin durch den Alkohol ausgezogen wird; es ist am besten, diesen Prozeß unter dem Mikroskop zu kontrollieren. Wenn die Schnitte zu lange im Alkohol gelassen werden, so wird das Indigo in dem darauffolgenden Safranin sehr blaß. Wenn man den richtigen Moment getroffen hat, so kann man eine effektvolle Färbung erhalten, bei welcher fast alle Gewebe mit selbständigen Tönen und Nuancen gefärbt sind: der Knorpel ist von intensiv ziegelroter Farbe, das Knochengewebe wird himmelblau, die Muskeln dunkelblau, das Bindegewebe in den meisten Fällen karmoisinrot, die Blutzellen grünlich. Besonders geeignet ist diese Färbung zum Studium der Entwicklung des Knorpels und der Knochen.

Zur Färbung der Knorpel in toto habe ich Methylgrün nach Lundvall (1904 und 1905), Methylenblau und Safranin angewendet; für das Knochengewebe Alizarin nach Lundvall (1905) und Eosin. In jungen Stadien gibt Methylgrün (bei vorläufiger Bearbeitung mit absolutem Alkohol und HCl) besonders erfolgreiche Resultate; in späteren Stadien gibt eine vorläufige Färbung mit Alizarin oder eine nachfolgende mit Eosin ganz besonders demonstrative Präparate. Das Safranin ist nur in solchen Fällen geeignet, wo es möglich ist, die Skeletelemente in genügender Weise von den sie umhüllenden Muskeln zu reinigen. Zur Bestimmung der Grenzen der Myotome und zur Aufklärung der Konfiguration einzelner Organe oder ihrer Teile habe ich folgende Rekonstruktionen angewendet:

1) die graphische Rekonstruktion nach Kastschenko,
2) die sogenannte Hissche projektive Konstruktion und
3) die plastische Rekonstruktion nach P. Osterloh.

I.

1. Über die Bildung der somatopleuralen Verdickung und die Muskelknospen in der Brustflossenanlage von *Lophius piscatorius.*

Das Material habe ich im Jahre 1901 durch Herrn Prof. J. Sobotta erhalten (dasselbe war im gleichen Jahre in Neapel gesammelt worden). Die Eier von *Lophius* sind pelagisch; sie haben 2 mm im Durchmesser und liegen in großen Mengen in einem gelatineartigen Bande eingeschlossen. Das Studium von *Lophius* ist aus dem Grunde von großem Interesse, weil die Körpergestalt dieser Art an die Rochen erinnert und weil man hier schon a priori eine deutlichere Ausprägung der metameren Entstehung der Muskeln (d. h. der Muskelknospen) erwarten konnte; dies ist durch meine Beobachtungen denn auch bestätigt worden.

Das jüngste der mir zur Verfügung stehenden Embryonenstadien (1. Stadium) besitzt 2,2 mm Länge und hat 19 Ursegmente. Man bemerkt an demselben vor allem eine große Menge von verzweigten Pigmentzellen, welche in der Kopfgegend besonders dicht angehäuft liegen; sie finden sich, wie dies aus den Schnitten zu ersehen ist, im Mesenchym, zwischen der Gehirnanlage und dem Rückenmark, zwischen der Gehirnanlage und den Augenbechern, unter der Chorda und um das Darmrohr herum, welches sie vollkommen umgeben.

In dem besprochenen Stadium wird die Linsenanlage sehr bald von dem Ectoderm abgetrennt. Vor den Linsenanlagen, auf dem vorderen Ende des Embryo, sieht man zwei Verdickungen des Ectoderms — die Riechgrube. An den Seiten der Schwanzregion sind bereits zwei Ectodermfalten sichtbar, welche das äußerste hintere Ende des Schwanzes des Embryo von dem Dotter trennen und in Gestalt zweier nach vorn zugespitzter Bänder (Fig. 3) hindurchscheinen.

Die Seitenplatten sind von den Urwirbeln vollkommen abgetrennt. Vorn sind sie nicht differenziert und erscheinen hier in Gestalt zweier dünner Schichten (splanchnische und somatische Schicht), welche durch die deutlich ausgeprägte Cölomhöhle voneinander abgegrenzt sind. Etwas weiter nach hinten, am inneren, medianen Rande der Seitenplatten (an der sogenannten Mittelplatte), zeigt sich eine Verdickung, welche sich längs dem somatischen Blatte immer weiter verbreitet; sie bildet nach hinten zu eine Falte, die noch weiter hinten geschlossen ist und zum Wolffschen Gang wird; dieser letztere zieht sich nach hinten hin und wird demnach ausschließlich auf Kosten des somatischen Blattes der Seitenplatten gebildet.

Auf demselben ersten Stadium sieht man hinter dem Darmende auch ein deutlich ausgeprägtes Kupffersches Bläschen. Unten hat dasselbe eine epitheliale Unterlage, infolge deren es Ähnlichkeit mit dem Kupfferschen Bläschen der Salmoniden besitzt.

Ferner stand noch eine ganze Reihe von Stadien zu meiner Verfügung; im letzten Stadium (achten) sind die Embryonen schon längst ausgeschlüpft, vollkommen ausgebildet und 4,7 mm lang.

Dieses Stadium bildet den Beschluß der Serie, welche ich von Prof. J. Sobotta erhalten habe; auf demselben ist die Entwicklung der Anlage der paarigen Flossen bei *Lophius* untersucht worden. In dieser Beziehung stellt *Lophius* eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit dar, welche ihn von allen andern Knochenfischen, die ich nach meinen eignen Beobachtungen oder aus der Literatur kenne, unterscheidet. Dieser Unterschied besteht darin, daß sich bei *Lophius* die Brust- und Bauchflosse fast gleichzeitig aus einer und derselben ununterbrochenen somatopleuralen Verdickung differenzieren. Es genügt, die Fig. 3 und 4 zu betrachten, um sofort mit den gegenseitigen Beziehungen der vorderen und der hinteren Gliedmaßen bekannt zu werden. Man kann also schon bei dem ersten Stadium auf Totalpräparaten an den beiden Seiten des Embryo zwei ununterbrochene, etwas dunklere Platten deutlich unterscheiden (Fig. 3 *sov*).

Querschnitte weisen mit voller Klarheit darauf hin, daß diese Bildungen nichts andres sind, als mesodermale Seitenplatten; in der Gegend vom vierten bis sechsten Myotom sind sie etwas breiter und greifen weit über die Grenze der Myotome herüber. Gerade hier, auf denselben Myotomen (d. h. vom vierten bis sechsten) kann man schon Anschwellungen und die Anfänge der Sprossen der künftigen Muskelknospen beobachten. Die Fig. 4, welche die Ansicht der rechten Hälfte des Embryos im dritten Stadium (Länge des Embryo 2,8 mm) von der ventralen Seite auf einem Präparat in toto darstellt, zeigt die gegenseitigen Beziehungen der Anlagen der Brust- und Bauchflossen mit genügender Deutlichkeit, ebenso auch das Eindringen der Fortsätze der Myotome in diese Anlagen.

Hier sieht man auf das deutlichste, daß sich aus einer und derselben Platte die Brustflossen in dem Bereich des zweiten bis fünften Myotoms und die Bauchflossen in dem Bereich des siebenten bis neunten Myotoms differenzieren, wobei die vereinigende Zwischenzone, welche topographisch gegenüber dem sechsten Myotom liegt, zwischen ihnen einige Zeit hindurch erhalten bleibt.

Alle Myotome im Bereich der Anlagen der vorderen und hinteren Gliedmaßen, mit Ausnahme des ersten, geben kräftige Fortsätze ab, welche nach den Anlagen der Gliedmaßen verlaufen. Die Fortsätze des zweiten und dritten Myotoms legen nur eine kurze Strecke zurück und verlaufen dabei mehr oder weniger gerade. Der Fortsatz des vierten Myotoms fängt schon an sich nach vorn zu biegen, eine Tendenz, welche im Fortsatz des fünften Myotoms noch stärker ausgesprochen ist, welcher eine längere Strecke zurücklegen muß, um in die Anlage der Bauchflosse einzudringen.

Einen ganz gleichen Charakter besitzt der noch mächtiger entwickelte Fortsatz des sechsten Myotoms; obgleich er im Niveau der Vereinigungszone liegt, welche die somatopleuralen Anlagen der vorderen und der hinteren Flosse verbindet, legt dieser Fortsatz durch seine Krümmung und durch die Richtung, welche die Zellen bei seinem Wachstum annehmen, dennoch von seinen unmittelbaren Beziehungen zur vorderen, d. h. zur Brustflosse Zeugnis ab. Der Fortsatz des siebenten Myotoms ist ebenso wie der noch nicht ganz ausgebildete Fortsatz des achten Myotoms nach der entgegengesetzten Richtung, d. h. caudalwärts, gebogen, was ich ausdrücklich hervorhebe.

Ich bin der Ansicht, daß diese Krümmungen der Myotomfortsätze auf eine Konzentration der Extremitäten hinweisen, wie sie Mollier hinsichtlich der Selachier und Ganoiden festgestellt hat; dabei deuten sie auch die Richtung dieser Konzentration an, und zwar: die Brustflossen konzentrieren sich in der cranialen Richtung, die Bauchflossen dagegen in der caudalen. Später hoffe ich zu dieser Frage nochmals zurückkehren zu können. Außer den Fortsätzen des siebenten und achten Myotoms bemerkt man, wenn auch in geringerem Grade entwickelt, auch noch die Fortsätze des neunten und zehnten Myotoms. Eine interessante Erscheinung dieses Stadiums stellen die distalen Teile des fünften, sechsten und siebenten Myotoms dar, welche deutlich zweiästig sind. Es ist möglich, daß diese Zellströmungen in den distalen Teilen der primären Muskelknospen für den Bau der sekundären Muskelknospen verwendet werden, welche zu den Muskelplatten verschmelzen; diese letzteren differenzieren sich sodann zu den definitiven Muskeln der Flosse.

Zwei solche Muskelknospen, welche zum sechsten und siebenten Myotom gehören, sind in starker Vergrößerung auf der Fig. 5 dargestellt; auffallend ist hier die deutlich ausgeprägte Verzweigung des distalen Teiles der Muskelknospe, welche zum siebenten Myotom gehört, ebenso auch die Krümmung der beiden Knospen nach zwei entgegengesetzten Seiten. Die oben besprochenen Erscheinungen sind auch auf Totalpräparaten ausgezeichnet zu sehen; zur größeren Anschaulichkeit will ich dieselben durch das Studium von Schnitten vervollständigen. Analysieren wir nunmehr die gegenseitigen Beziehungen der Seitenplatten, ihrer somatopleuralen Verdickungen, durch welche die paarigen Gliedmaßen angelegt werden und der ventrolateralen Fortsätze der Myotome in meinem zweiten Stadium; es entspricht dies einem Embryo, welcher etwas weiter entwickelt ist als der auf der Fig. 3 abgebildete. Gehen wir nunmehr stufenweise rückwärts. Die Seitenplatten liegen hier vor dem ersten Myotom, und zwar in Gestalt zweier dünner Membranen, deren jede aus einer Schicht kleiner Zellen besteht. In diesem Zustand ziehen sich die Seitenplatten in der

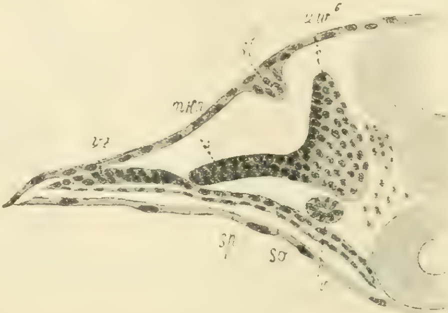
Ausdehnung des ersten Myotoms nach hinten; allein bereits im Niveau seines hinteren Teiles werden die Zellen des somatopleuralen Blattes mehr rund und dabei größer. In der Gegend des vorderen Randes des zweiten Myotoms behalten die Zellen des somatopleuralen Blattes diesen Charakter noch bei (s. Fig. 1, welche zwar einem früheren Stadium angehört, jedoch dieselben Beziehungen ganz richtig wiedergibt), aber schon auf dem Niveau des mittleren Teiles des zweiten Myotoms liegen sie in zwei und etwas mehr nach hinten sogar in drei Schichten angeordnet. Man kann erkennen, wie vom ventrolateralen Rande des zweiten Myotoms ein ziemlich schwach entwickelter Fortsatz abgeht, während beim ersten Myotom ein solcher Fortsatz überhaupt nicht vorhanden ist.

In der Ausdehnung des dritten Myotoms wird die Anschwellung des somatopleuralen Blattes noch größer, und die Zahl der Zellenschichten steigt bis auf fünf; das splanchnopleurale Blatt bleibt dünn und einschichtig wie vorher.

Man bemerkt einen starken Fortsatz (d. h. eine Muskelknospe), welcher vom dritten Myotom abgeht.

In der Gegend des vierten Myotoms wird die somatopleurale Anschwellung am stärksten, wobei sie sogar sechs Zellenschichten erreicht, jedoch schon auf dem Niveau des hinteren Randes desselben Myotoms verringert sie sich bis auf fünf Schichten. Ein starker Fortsatz des Myotoms erstreckt sich zur somatopleuralen Verdickung. Gegen den hinteren Rand des fünften Myotoms verringert sich die somatopleurale Anschwellung bis auf drei Zellenschichten. Von dem ventrolateralen Rande des fünften Myotoms geht ein starker Fortsatz ab, welcher etwas nach vorn umbiegt und in die somatopleurale Verdickung hineindringt.

Im Gebiete des sechsten Myotoms liegt eine Verbindungszone zwischen den mesodermalen Anlagen der Brust- und Bauchflossen. Besonders bemerkenswert ist es, daß die Somatopleura auch hier verdickt ist und aus zwei bis drei Zellenschichten besteht. Auf solche Weise resultiert eine einzige ununterbrochene Anschwellung der Somatopleura, d. h. eine gemeinsame mesodermale Anlage für die vorderen und hinteren Gliedmaßen; das sechste Myotom sendet einen starken Fortsatz aus. Die oben beschriebenen gegenseitigen Beziehungen werden durch die hier mitgeteilte Abbildung eines Querschnittes illustriert (Textfig. 1), welcher das sechste Myotom mit dessen Fortsatz und die Verbindungszone der somatopleuralen Verdickung trifft. Auf dem Niveau des siebenten Myotoms beginnt schon die Bauchflossenanlage, wobei die somatopleurale Anschwellung wieder etwas verdickt wird und sodann im Gebiete des folgenden achten Myotoms vier Zellenschichten erreicht. Vom siebenten Myotom geht ein sehr starker Fortsatz ab, welcher seiner Entwicklungsstufe nach dem vorhergehenden Fortsatz ähnlich ist, während der vom achten Myotom abgehende Fortsatz schon schwächer ist. Was die somatopleurale Verdickung selbst im Gebiete der hinteren Gliedmaßen anbetrifft, so ist dieselbe nicht so breit und mehr in ihrem distalen Teile konzentriert. Auf dem Niveau des neunten Myotoms dauert die somatopleurale Anschwellung noch an, obgleich sie im hinteren Teile schon zweischichtig wird; der Fortsatz des neunten Myotoms ist nicht so stark wie der vorhergehende.



Textfig. 1.

Querschnitt des *Lophius*-Embryo in der Gegend des sechsten Myotoms. *mkn*, Muskelknospe; *sl*, Seitenlinie; *so*, Somatopleura; *sp*, Splanchnopleura; *uw*⁶, sechstes Myotom; *v*, **Wolff**scher Gang; *vz*, somatopleurale Verbindungszone zwischen den Brust- und Bauchflossenanlagen.

Im Gebiete des zehnten Myotoms ist die somatopleurale Anschwellung zunächst zweischichtig; sie wird im hinteren Teile einschichtig, ist aber noch immer verdickt. An dem ventrolateralen Rande des zehnten Myotoms bemerkt man eine Anschwellung, welche einen kleinen Sproß abgibt. Vom elften Myotom angefangen, wird sowohl das einschichtige somatopleurale als auch das splanchnopleurale Blatt ganz dünn. In diesem Zustande ziehen sich die Seitenplatten ziemlich weit nach hinten hin, wobei sie über das Niveau der Myotome heraustreten. Das Gebiet der Verbreitung der Seitenplatten von vorn nach hinten ist aus der Fig. 3 *sov* zu ersehen. Um das Bild der gegenseitigen Beziehungen der Elemente, welche die paarigen Flossen bei *Lophius* bilden, zu ergänzen, sowie um ihr weiteres Schicksal klar zu machen, erscheint es notwendig diese Verhältnisse an einem weiter entwickelten Embryo zu studieren. Die gleiche successive Untersuchung von vorn nach hinten eines Embryo in meinem vierten Stadium (Embryo von 3 mm Länge) ergibt folgendes Resultat. Das erste Myotom bildet überhaupt keinen ventrolateralen Fortsatz. Der Fortsatz des zweiten Myotoms ist zwar entwickelt, dringt aber anscheinend nicht in die Brustflossenanlage ein. Die Fortsätze des dritten, vierten und fünften gegenüber der Verbindungszone. Ihre Krümmung nach vorn weist jedoch auf ihre frühere unmittelbare Beziehung zur Brustflosse hin.

Überhaupt zeigt uns die Krümmung der Muskelknospen des vierten, fünften und sechsten Myotoms nach vorn, und diejenige des siebenten und achten nach hinten, die Richtung an, in welcher die Konzentration der Anlagen der paarigen Extremitäten bei *Lophius* erfolgt.

Da die Verbindungszone ungemein kurz ist und da die Krümmung der Muskelknospe des sechsten Myotoms nach vorn dessen Beziehungen zur Brustflossenanlage feststellt, so haben wir in der Entwicklung der paarigen Extremitäten bei *Lophius* ein vorzügliches Beispiel einer gemeinsamen, ununterbrochenen Anlage der vorderen und hinteren Gliedmaßen vor uns. Das ist von um so größerem Interesse, als die Bauchflossen von *Lophius* später eine starke sekundäre Verschiebung nach vorn erleiden und im definitiven Zustand etwas vor den Brustflossen liegen. Wenn eine solche eigentümliche Entwicklungsweise der paarigen Extremitäten von *Lophius* auch durch die Form des Körpers dieses Fisches bedingt wird, welcher in dorsoventraler Richtung deprimiert ist, so gewinnt nichtsdestoweniger die Hypothese von der ununterbrochenen Anlage der vorderen und hinteren Gliedmaßen bei dem hypothetischen Vorfahr der Fische gewissermaßen eine reale Bestätigung.

2. Allgemeine Zusammenfassung.

Durch das Studium der Anlagen der paarigen Gliedmaßen bei *Exocoetus*, welche schon früher von mir untersucht wurden, und der gleichen Anlagen bei *Lophius*, wie ich sie oben beschrieben habe, wird zweifellos für beide Fälle ein und derselbe Entwicklungstypus festgestellt. In beiden Fällen tritt anfänglich eine Verdickung der Somatopleura auf, welche nach oben wächst und dadurch später die Bildung der ectodermalen Falte hervorruft. Bei *Lophius* tritt der charakteristische Zug eines vermutlich ursprünglichen Entwicklungstypus besonders deutlich hervor, indem die somatopleurale Verdickung hier ununterbrochen und für die vorderen und hinteren Gliedmaßen gemeinsam ist. Die somatopleurale Verdickung in der Brustflossenanlage differenziert sich allmählich zu der primären prochondralen Skeletplatte, die dem Skelet des Schultergürtels und der freien Flosse gemeinsam ist, und zu der kompakten Zellenmasse, aus welcher die Hornfäden, Strahlen und das Bindegewebe der Flosse hervorgehen. Die Brustflossenanlagen liegen bei *Exocoetus* und *Lophius* im

Bereiche des zweiten bis fünften Myotoms. Die Muskeln der Brustflosse entstehen auf Kosten der Elemente der Muskelknospen, welche als ventrolaterale Fortsätze der Myotome, je ein Fortsatz von jedem Myotom, in die Brustflossenanlage hineinwachsen. Diese Fortsätze, die man nach Homologie mit ähnlichen Fortsätzen bei den Selachiern und Ganoiden als primäre Muskelknospen bezeichnen kann, bilden sofort nach ihrem Eintritt in die Brustflossenanlage je ein Paar sekundärer Muskelknospen. Diese letzteren existieren nur eine sehr kurze Zeit hindurch; sie verschmelzen rasch miteinander und bilden auf jeder Seite der Skeletplatte (d. h. lateral und medial) je eine gemeinsame Muskelplatte, deren Zellen sich in Muskelfasern verwandeln. Bei *Exocoetus* dringen in die Brustflossenanlage fünf primäre Muskelknospen ein, welche vom dritten bis siebenten Myotom abgehen; was *Lophius* betrifft, so kann man mit Bestimmtheit von dem Eindringen dreier primärer Muskelknospen in die Brustflossenanlage sprechen, welche vom dritten bis fünften Myotom abgehen, wobei auch die Knospe des sechsten Myotoms auf eine frühere enge Beziehung zur Brustflossenanlage hinweist. Das erste Myotom bildet keine Muskelknospe; das zweite Myotom bildet zwar eine Muskelknospe, jedoch ihre Elemente nehmen anscheinend in beiden Fällen (d. h. bei *Exocoetus* und *Lophius*) keinen Anteil an der Bildung der Brustflossenmuskeln. Wahrscheinlich bildet diese Muskelknospe, indem sie in einzelne Zellen zerfällt, zusammen mit den Elementen des ersten Myotoms den M. coracohyoideus, welcher den vorderen Teil des Gliedmaßengürtels mit dem Kiemenapparate verbindet.

Bei der Besprechung der Entwicklung der Brustflossenanlage bei *Exocoetus*, wie auch bei *Lophius*, habe ich bereits auf die Krümmung der primären Muskelknospen aufmerksam gemacht.

Bei *Exocoetus* sind einer solchen Krümmung nach vorn die vom sechsten und siebenten Myotom abgehenden Muskelknospen unterworfen, bei *Lophius* die vom vierten und ganz besonders vom fünften und sechsten Myotom (Fig. 4) abgehenden. Meiner Ansicht nach haben wir in diesen Krümmungen unzweifelhaft einen Konzentrationsprozeß der Brustflosse zu erkennen, wie dies Mollier (1893) in seiner Abhandlung über das Ichthyopterygium ausführlich dargestellt hat. In der Tat deuten diese Krümmungen der Muskelknospen schon von vornherein darauf hin, daß die Anlage der vorderen Gliedmaßen einstmals mehr nach hinten gereicht hat und daß damals diese Muskelknospen direkt in die entsprechenden Stellen eindringen konnten. Während der Konzentration der Anlage in cranialer Richtung blieben die hinteren Myotome hinten, und die von ihnen abgehenden Knospen müssen nunmehr eine ziemlich weite Strecke zurücklegen, bevor sie ihre Stellen erreichen und an der Zusammensetzung der Brustflossenmuskeln teilnehmen können. Besonders überzeugend scheint mir dies bei *Lophius* zu sein, wo die Muskelknospe, welche vom siebenten Myotom abgeht und schon zu den Bauchflossen gehört, nach hinten, d. h. in einer zur fünften und sechsten Knospe entgegengesetzten Richtung, umgebogen ist, und dadurch auf eine Konzentration der Bauchflossen von *Lophius* in caudaler Richtung hinweist. Es gibt noch eine andre Erklärung für eine ähnliche, bei den Selachiern beobachtete Erscheinung.

Braus (1898 und 1899), welcher gegenwärtig in der Ontogenie eine Bestätigung der Hypothese von Gegenbaur erblickt, spricht sich entschieden gegen die Erscheinung der Flossenkonzentration aus und stellt die Theorie einer Verschiebung dieser letzteren auf. Die Entwicklung von *Lophius* paßt in keinem Fall auf diese Theorie. Ich habe nicht die Absicht, einen Beweis für die Verschiebung der Flossen bei verschiedenen Fischgruppen zu liefern, indem eine solche wohl kaum angezweifelt werden kann; auch bei den Knochenfischen, wo die Bauchflossen oft nicht nur zwischen den Brustflossen, sondern sogar vor diesen sitzen, ist dies eine ganz gewöhnliche Erscheinung. Beim erwachsenen *Lophius* haben wir es gerade mit diesem äußersten Fall zu tun, und nichtsdestoweniger werden auch hier die Bauchflossen an ihrer gewöhnlichen Stelle angelegt. Ihre dem Kopf verhältnismäßig genäherte Lage wird wahrscheinlich durch die in craniocaudaler Richtung verkürzte und in dorsoventraler Richtung deprimierte Gestalt des Körpers bedingt. Das Auftreten sogenannter abortiver Knospen, die von A. Dohrn bei den Selachiern entdeckt und auch durch andre Forscher, besonders im Gebiete zwischen der Brustflossen- und der Bauchflossenanlage sehr oft beobachtet worden sind, erklärt Braus unschwer durch seine Verschiebungstheorie, indem er die abortiven Knospen für Spuren der Flossenverschiebung hält; diese Ansicht war schon früher (1895 und 1898) von Gegenbaur geäußert worden. Wollten wir diese Theorie auf die Entwicklung der Bauchflossen bei *Lophius* anwenden, so müßten wir eine ganze Reihe von abortiven Knospen hinter den Bauchflossen erwarten, da ihre Lage bei erwachsenen Exemplaren den höchsten Grad der Verschiebung darstellt. Und trotzdem sehen wir bei der Entwicklung der Bauchflossenanlage von *Lophius* gerade die umgekehrte Erscheinung. Abgesehen davon, daß ich überhaupt keinerlei abortive Knospen hinter der Bauchflossenanlage gefunden habe, weist die nach hinten gerichtete Krümmung der Muskelknospen des siebenten und achten Myotoms auf das ursprüngliche Vorhandensein einer Konzentration in der Bauchflossenanlage in caudaler Richtung hin. Offenbar beginnt die Migration der Bauchflossen in cranialer Richtung längs der Bauchseite bereits nach Beendigung des Konzentrationsprozesses und der Bildung der Hauptbestandteile der Bauchflossen.

Wenn man demnach sogar eine Verschiebung der Bauchflossenanlage von hinten nach vorn bei *Lophius* nach der BRAUSschen Theorie zugeben wird, so ist ihre Konzentration dennoch klar durch die Richtung der Muskelknospenkrümmung ausgedrückt. Es fragt sich nun inwiefern meine Beobachtungen über die Entwicklung der Brustflossenanlage bei *Exocoetus* und *Lophius* mit denen andrer Forscher übereinstimmen. Die umfangreiche Arbeit von WIEDERSHEIM (1892) über diese Frage ist gänzlich veraltet. WIEDERSHEIM hat nicht einmal die ventro-lateralen Fortsätze der Myotome bei den Ganoidei und Teleostei erkannt, deren Vorhandensein bei den Teleostei seit dem Jahre 1892 von allen Autoren konstatiert worden ist.

BOYERS Forschungen über *Fundulus* sind noch lange nicht erschöpfend, und die Arbeiten von DUCRET und GUITEL nicht genügend gründlich und überzeugend. DUCRET vermag nicht einmal derartige Gebilde wie Muskelknospen und somatopleurale Verdickung voneinander zu unterscheiden. GUITEL beschränkt sich hauptsächlich auf die Beschreibung äußerer Erscheinungen. Besondere Aufmerksamkeit verdienen nur die Arbeiten von CORNING und HARRISON.

CORNING hatte die ersten Momente der Entwicklung der Brustflossenanlage bei *Esox* beschrieben; nur die Verwandlung der Zellen der Myotomfortsätze in die Muskeln der Brustflosse war ihm entgangen. Er äußerte sich in seiner Arbeit zunächst für die Beteiligung dieser Fortsätze am Aufbau der Muskeln; später jedoch hat er seinen Standpunkt unter dem Einflusse von HARRISON aufgegeben und stimmte mit letzterem Autor überein, welcher nachweisen zu können glaubte, daß die Myotomfortsätze gar keine Beteiligung an der Bildung der Brustflossenmuskeln haben; diese letzteren sollten vielmehr ausschließlich auf Kosten der Zellen der somatopleuralen Verdickung entstehen. Aus diesem Grunde habe ich der HARRISONschen Arbeit besondere Aufmerksamkeit zugewandt, wobei auf meine Veranlassung hin die Entwicklung der Brustflossen bei *Salmo salar* und *Salmo trutta* in unserm Laboratorium wiederholt untersucht wurde (Fig. 7 u. 8). Aus den dabei angefertigten Präparaten ergaben sich folgende

Unterschiede zwischen unsern Beobachtungen über die Entwicklung von *Salmo* und denen Harrisons.

Dieser Autor hatte das Eindringen der Muskelknospen in die somatopleurale Verdickung nicht bemerkt; er hat auch nicht gesehen, wie die letztere durch die Knospen nach oben verdrängt wird, was in Wirklichkeit hier ebenso wie bei *Exocoetus* und *Lophius* der Fall ist; nach der Struktur seiner Gewebe ist *Salmo* ein weniger passendes Objekt für die Feststellung des wahren Ganges der zu betrachtenden Prozesse. Es bilden sich bei *Salmo* auch sekundäre Muskelknospen, welche rasch zu Muskelplatten verschmelzen. Außerdem finde ich in den Endteilen (distalen Teilen) dieser Knospen kleine Höhlungen (Fig. 8), wie ich sie schon früher auch bei *Exocoetus* bemerkt habe. Diese Höhlungen stimmen mit denen beim Stör überein (Fig. 9 u. 10), was die Homologie der Muskelknospen der Ganoidei und Teleostei noch verstärkt. Harrison, ebenso Ducret, Guitel, Corning und andre haben die eigentliche Differenzierung der somatopleuralen Anlage nicht gesehen. Auf den Abbildungen von Harrison habe ich nirgends jene kompakte Masse (Fig. 7 u. 8 *kdp*) gefunden, welche als ein Derivat der somatopleuralen Verdickung nach dem Eindringen der Muskelknospen in ihrem mittleren Teil lateral und medial nach oben verdrängt wird, und, nach vorhergehender Ausscheidung der primären Pectoralplatte in ihrem centralen Teile, die gemeinsame Anlage für Hornfäden, Strahlen und für Bindegewebe bildet. Die Vergleichung meiner Fig. 7 u. 8 mit den entsprechenden Figuren von Harrison (18 u. 16 auf seiner Taf. XXV) zeigt einen nicht unwesentlichen Unterschied in unsern Beobachtungen und der Auffassung von dem Wesen des Prozesses der Entwicklung der Brustflosse. Das Studium des vergleichend-embryologischen Materials hinsichtlich der Teleostei führt mich zur Überzeugung, daß die Entwicklung der Muskelknospen bei den Teleostei je nach der Form ihres Körpers, und vor allem je nach der Lage der Brustflossenanlage, eine verschiedene Ausprägung erlangt. In solchen Fällen, wo die somatopleurale Anlage der Brustflossen weit von den Myotomen gelegen ist, müssen die Muskelknospen eine weite Strecke durchlaufen und sind daher vorzüglich ausgeprägt, wie dies z. B. bei *Lophius* und *Exocoetus* der Fall ist; in solchen Fällen jedoch, wo diese Anlagen den Myotomen eng anliegen, sind die Muskelknospen wie auch ihre weitere Differenzierung nicht so deutlich ausgeprägt; solche Objekte sind infolgedessen wenig dazu geeignet, die hier berührten Fragen zu lösen, wie dies denn auch bei *Salmo* der Fall ist.

Indem wir die erhaltenen Resultate zusammenfassen und sie mit den Erscheinungen in der Entwicklung der Anlagen der paarigen Gliedmaßen bei den Vertretern andrer Fische (Selachii, Ganoidei, Dipnoi) vergleichen, so gelangen wir zu nachstehenden Folgerungen und allgemeinen Schlüssen. Bei allen Fischen (Selachii, Ganoidei, Teleostei, Dipnoi) wird bei der Bildung der paarigen Gliedmaßen zunächst die somatopleurale Verdickung angelegt, welche durch ihr Wachstum nach oben die Bildung der ectodermalen Falte verursacht. Auf solche Weise erlangt die mesodermale Anlage, die Anschwellung des somatopleuralen Blattes der Seitenplatten, eine besonders wichtige Bedeutung, worauf schon Oellacher (1878) hingewiesen hat und was Ziegler (1888) hinsichtlich der Selachii und Boyer (1892) hinsichtlich der Teleostei genauer feststellten. Das Gemeinsame einer solchen mesodermalen Anlage, d. h. die Kontinuität der somatopleuralen Verdickung bei den vorderen und hinteren Gliedmaßen, tritt nicht nur bei den Selachii, namentlich bei den Rochen zutage, sondern sogar auch bei Knochenfischen, die eine ähnliche Körperform besitzen, wie dies bei *Lophius* auf das deutlichste zu erkennen ist.

Anderseits können auch die rudimentären, sogenannten abortiven Knospen auf den früheren ununterbrochenen Zusammenhang der Anlage der paarigen Extremitäten hinweisen; ihr Nachweis ist namentlich in denjenigen Fällen von besonderer Wichtigkeit, wo die vorderen und hinteren Extremitäten wegen der langgestreckten Körpergestalt und infolge funktioneller Anpassungen, zu weit voneinander entfernt liegen.

Diese Knospen befinden sich auf den ventrolateralen Bezirken derjenigen Myotome, welche in der die Anlagen der vorderen und hinteren Extremitäten trennenden Zwischenzone liegen. Solche abortive Knospen sind nicht nur durch Dohrn bei *Pristiurus* und *Scyllium*, sondern nach ihm auch durch Rabl bei *Pristiurus*, durch Braus bei *Spinax*, durch Salensky beim Sterlet (vom elften bis fünfzehnten Myotom abgehend) gesehen worden; solche Knospen habe ich auch bei *Exocoetus* am achten, neunten und zehnten Myotom beobachtet. Der Auffassung von Braus, wonach die abortiven Knospen die Folge einer Verschiebung der Extremitäten sein sollten, kann ich mich aus den oben dargelegten Gründen nicht anschließen. Die Kontinuität der vorderen und hinteren Gliedmaßenanlage wird in einigen Fällen unzweifelhaft auch durch die echten Muskelknospen erwiesen.

So beobachteten Rabl und Mollier an *Torpedo* die Brustflossenanlage im Bereiche der vorderen 26 Myotome (nach Rabl wird die erste

Muskelknospe erst durch das fünfte Myotom gebildet) und die Bauchflossenanlage im Bereiche der folgenden zwölf Myotome (Mollier), wobei alle Muskelknospen dieser Myotome in die Flossenanlagen hineingewachsen waren; wir haben hier demnach in der Tat eine ununterbrochene mesodermale Anlage für die vorderen und hinteren Gliedmaßen.

Ganz übereinstimmende Verhältnisse beschreibe ich hinsichtlich *Lophius*.

Einem solchen Zustand der Anlage bei *Lophius* sehr nahe steht nach Guitels Beschreibung auch die Anlage der paarigen Flossen bei *Cyclopterus*, wo die letzte in die Brustflosse eindringende Muskelknospe vom fünften Myotom abgeht; die erste in die Bauchflosse eindringende Muskelknospe geht hier vom achten Myotom ab (die ganze Bauchflossenanlage liegt bei *Cyclopterus* nach Guitel im Bereich des sechsten bis neunten Myotoms); in der Zwischenzone liegen demnach bei *Cyclopterus* das sechste und siebente Myotom, bei *Lophius* dagegen nur das sechste.

Was die Anzahl der Muskelknospen betrifft, welche in die Brust- und Bauchflossenanlagen eindringen, so scheint mir dieselbe bei jeder Gruppe der Fische, in Abhängigkeit vom Grade und vom Alter der Konzentration der Flossen, sowie von der Körpergestalt des Tieres, gewissen Schwankungen unterworfen zu sein.

So dringen in die Brustflossenanlage bei *Torpedo* (nach Mollier) die Muskelknospen von 26 Myotomen (nach Rabl mit Ausnahme der vier ersten), bei *Pristiurus* von elf, bei *Mustelus* von zehn und bei *Scyllium* von neun Myotomen. Unter den Ganoiden dringen in die Brustflossenanlage beim Sterlet (nach Salensky) die Muskelknospen von sechs Myotomen (vom fünften bis zehnten), beim Stör (nach Mollier) von fünf (vom sechsten bis zehnten) Myotomen. Bei den Teleostei haben wir für die Brustflossenanlage Muskelknospen von fünf Myotomen bei *Salmo*, *Esox* (nach Corning wahrscheinlich vom zweiten bis sechsten Myotom) und *Exocoetus*, von drei Myotomen (vom dritten bis fünften, nach Guitel) bei *Cyclopterus* und *Lophius* (nach meinen Beobachtungen); dabei stimmen fast alle Autoren (Corning, Guitel, Harrison) darin überein, daß das erste Myotom keine Muskelknospe bildet. Endlich haben wir für dieselbe Anlage bei den Dipnoi (*Ceratodus*) Muskelknospen von fünf Myotomen (vom sechsten bis zehnten) nach Salensky, und von drei Myotomen (vom fünften bis siebenten) nach Semon, obgleich dieser letztere Autor auch die Beteiligung des achten bis zehnten Myotoms zuläßt.

Was den Charakter der Muskelknospen selbst anbelangt, so sind dieselben bei verschiedenen Gruppen von Fischen nachstehenden Veränderungen unterworfen. Bei den Selachii entstehen aus jedem Myotom, wie dies schon von Dohrn nachgewiesen wurde, je zwei primäre Muskelknospen (eine vordere und eine hintere), die mit Höhlungen versehen sind. Nach Maurer (1906, s. S. 60) sind die Knospen bei *Torpedo* kompakt. Ich kann diese Angabe durch eigne Beobachtungen nach den Präparaten von Prof. C. Rabl widerlegen, auf welchen die Höhlungen in den distalen Teilen der Muskelknospen ganz deutlich zu sehen sind; dasselbe kann man aus der Arbeit von Prof. C. Rabl (1893) ersehen (s. Fig. 13, Taf. VII).

Von den primären Muskelknospen teilt sich eine jede in zwei sekundäre Knospen, eine dorsale und eine ventrale (Streck- und Beugeknospen nach Rabl), aus welchen die Muskeln der Flosse zusammengesetzt werden. Diese Beobachtungen von Dohrn wurden später durch eine ganze Reihe Untersuchungen von Rabl, Mollier, Braus (1899) u. a. ergänzt und bestätigt. Von großem Interesse ist die Beobachtung von Braus (1899), wonach am vorderen Rande der Brustflossen von *Spinax* das Myotom bloß eine Muskelknospe ergibt, welche zwar in ihre Elemente zerfällt, aber trotzdem an der Bildung der Flossenmuskeln beteiligt ist. Je eine Muskelknospe bildet bei *Spinax* auch das 18. bis 21. und das 40. Myotom, doch sind dieselben gleich den Knospen des 22. bis 27. und 36. bis 39. Myotoms abortiv. Ist die Beobachtung von Braus richtig, so wird durch die Bildung je einer Muskelknospe von jedem Myotom bei einigen Selachiern der Übergang zu den Ganoiden erleichtert. Die Arbeiten von Mollier und Salensky, deren Ergebnisse durch meine eignen Beobachtungen bestätigt werden (s. Fig. 9 u. 10), haben die Bildung von typischen Muskelknospen, aus welchen die Muskeln der paarigen Flossen beim Sterlet und Stör hervorgehen, in genügendem Maße festgestellt. Die primären Knospen, von denen je eine von dem entsprechenden Myotom abgeht, teilen sich hier an der Flossenbasis in sekundäre (dorsale und ventrale) Muskelknospen, die in ihren distalen Teilen mit Höhlungen versehen sind.

Bei den Teleostei kommt es nach meinen Beobachtungen ebenfalls zur Bildung primärer Muskelknospen, von denen je eine von den entsprechenden Myotomen abgeht und in die somatopleurale Anlage der paarigen Flossen hineinwächst; hier bilden sie sekundäre Knospen, wobei man in diesen bisweilen sogar Spuren kleiner Höhlungen bemerken kann. Die Auffindung dieser Muskelknospen und

Muskelknospe erst durch das fünfte Myotom gebildet) und die Bauchflossenanlage im Bereiche der folgenden zwölf Myotome (Mollier), wobei alle Muskelknospen dieser Myotome in die Flossenanlagen hineingewachsen waren; wir haben hier demnach in der Tat eine ununterbrochene mesodermale Anlage für die vorderen und hinteren Gliedmaßen.

Ganz übereinstimmende Verhältnisse beschreibe ich hinsichtlich *Lophius*.

Einem solchen Zustand der Anlage bei *Lophius* sehr nahe steht nach Guitels Beschreibung auch die Anlage der paarigen Flossen bei *Cyclopterus*, wo die letzte in die Brustflosse eindringende Muskelknospe vom fünften Myotom abgeht; die erste in die Bauchflosse eindringende Muskelknospe geht hier vom achten Myotom ab (die ganze Bauchflossenanlage liegt bei *Cyclopterus* nach Guitel im Bereich des sechsten bis neunten Myotoms); in der Zwischenzone liegen demnach bei *Cyclopterus* das sechste und siebente Myotom, bei *Lophius* dagegen nur das sechste.

Was die Anzahl der Muskelknospen betrifft, welche in die Brust- und Bauchflossenanlagen eindringen, so scheint mir dieselbe bei jeder Gruppe der Fische, in Abhängigkeit vom Grade und vom Alter der Konzentration der Flossen, sowie von der Körpergestalt des Tieres, gewissen Schwankungen unterworfen zu sein.

So dringen in die Brustflossenanlage bei *Torpedo* (nach Mollier) die Muskelknospen von 26 Myotomen (nach Rabl mit Ausnahme der vier ersten), bei *Pristiurus* von elf, bei *Mustelus* von zehn und bei *Scyllium* von neun Myotomen. Unter den Ganoiden dringen in die Brustflossenanlage beim Sterlet (nach Salensky) die Muskelknospen von sechs Myotomen (vom fünften bis zehnten), beim Stör (nach Mollier) von fünf (vom sechsten bis zehnten) Myotomen. Bei den Teleostei haben wir für die Brustflossenanlage Muskelknospen von fünf Myotomen bei *Salmo*, *Esox* (nach Corning wahrscheinlich vom zweiten bis sechsten Myotom) und *Exocoetus*, von drei Myotomen (vom dritten bis fünften, nach Guitel) bei *Cyclopterus* und *Lophius* (nach meinen Beobachtungen); dabei stimmen fast alle Autoren (Corning, Guitel, Harrison) darin überein, daß das erste Myotom keine Muskelknospe bildet. Endlich haben wir für dieselbe Anlage bei den Dipnoi (*Ceratodus*) Muskelknospen von fünf Myotomen (vom sechsten bis zehnten) nach Salensky, und von drei Myotomen (vom fünften bis siebenten) nach Semon, obgleich dieser letztere Autor auch die Beteiligung des achten bis zehnten Myotoms zuläßt.

Was den Charakter der Muskelknospen selbst anbelangt, so sind dieselben bei verschiedenen Gruppen von Fischen nachstehenden Veränderungen unterworfen. Bei den Selachii entstehen aus jedem Myotom, wie dies schon von DOHRN nachgewiesen wurde, je zwei primäre Muskelknospen (eine vordere und eine hintere), die mit Höhlungen versehen sind. Nach MAURER (1906, s. S. 60) sind die Knospen bei *Torpedo* kompakt. Ich kann diese Angabe durch eigne Beobachtungen nach den Präparaten von Prof. C. RABL widerlegen, auf welchen die Höhlungen in den distalen Teilen der Muskelknospen ganz deutlich zu sehen sind; dasselbe kann man aus der Arbeit von Prof. C. RABL (1893) ersehen (s. Fig. 13, Taf. VII).

Von den primären Muskelknospen teilt sich eine jede in zwei sekundäre Knospen, eine dorsale und eine ventrale (Streck- und Beugeknospen nach RABL), aus welchen die Muskeln der Flosse zusammengesetzt werden. Diese Beobachtungen von DOHRN wurden später durch eine ganze Reihe Untersuchungen von RABL, MOLLIER, BRAUS (1899) u. a. ergänzt und bestätigt. Von großem Interesse ist die Beobachtung von BRAUS (1899), wonach am vorderen Rande der Brustflossen von *Spinax* das Myotom bloß eine Muskelknospe ergibt, welche zwar in ihre Elemente zerfällt, aber trotzdem an der Bildung der Flossenmuskeln beteiligt ist. Je eine Muskelknospe bildet bei *Spinax* auch das 18. bis 21. und das 40. Myotom, doch sind dieselben gleich den Knospen des 22. bis 27. und 36. bis 39. Myotoms abortiv. Ist die Beobachtung von BRAUS richtig, so wird durch die Bildung je einer Muskelknospe von jedem Myotom bei einigen Selachiern der Übergang zu den Ganoiden erleichtert. Die Arbeiten von MOLLIER und SALENSKY, deren Ergebnisse durch meine eignen Beobachtungen bestätigt werden (s. Fig. 9 u. 10), haben die Bildung von typischen Muskelknospen, aus welchen die Muskeln der paarigen Flossen beim Sterlet und Stör hervorgehen, in genügendem Maße festgestellt. Die primären Knospen, von denen je eine von dem entsprechenden Myotom abgeht, teilen sich hier an der Flossenbasis in sekundäre (dorsale und ventrale) Muskelknospen, die in ihren distalen Teilen mit Höhlungen versehen sind.

Bei den Teleostei kommt es nach meinen Beobachtungen ebenfalls zur Bildung primärer Muskelknospen, von denen je eine von den entsprechenden Myotomen abgeht und in die somatopleurale Anlage der paarigen Flossen hineinwächst; hier bilden sie sekundäre Knospen, wobei man in diesen bisweilen sogar Spuren kleiner Höhlungen bemerken kann. Die Auffindung dieser Muskelknospen und die Aufklärung ihres weiteren Schicksals ist bei den Teleostei hauptsächlich aus dem Grunde sehr schwierig, weil die Zellen der somatopleuralen Verdickung und diejenigen der in dieselben eindringenden Muskelknospen einander sehr ähnlich sind. Es ist wohl möglich, daß dies auch dadurch bedingt wird, daß bei den Teleostei der Prozeß des Eindringens der Muskelknospen in die Anlage der paarigen Flossen rascher vor sich geht und früher als bei den Selachii und den Ganoidei erfolgt, und zwar gerade zu der Zeit, wo die Zellen der somatopleuralen Verdickung noch nicht den lockeren Charakter des mesenchymatösen Gewebes angenommen haben. In diesen fällt bei den Selachiern und Acipenseriden der große Unterschied zwischen den Elementen der Muskelknospen und denen des umgebenden Gewebes, welches ein Derivat der somatopleuralen Verdickung darstellt, sofort in die Augen. Bei den Dipnoi (*Ceratodus*) verläuft nach SALENSKY die Entwicklung der Muskelknospen und ihr weiteres Schicksal in ganz gleicher Weise wie bei den Ganoidei (namentlich beim Sterlet). Nach SEMON verhält sich die Sache etwas anders: die Fortsätze vom fünften bis siebenten Myotom besitzen eine laterale und eine mediale Schicht; die laterale Schicht zerfällt in das Mesenchym und läßt zusammen mit der Somatopleura das Skelet und das Bindegewebe entstehen; aus der medialen Schicht jedoch gehen die Muskeln der Brustflosse und die des Rumpfes hervor.

Der eigentliche Charakter des Entwicklungsprozesses der Muskelknospen und deren weiteres Schicksal ist bei den Dipnoi demnach noch nicht völlig aufgeklärt; immerhin haben wir es hier meiner Ansicht nach mit einem Entwicklungstypus zu tun, welcher an den Typus der Ganoidei erinnert. Ein Zerfallen der Muskelknospen in ihre Bestandteile, wie es besonders BRAUS für *Spinax* betont hat, dürfte unter den Fischen, wenn es auch in der Tat vorkommt, keine große Verbreitung haben.

BRAUS, und nach ihm auch MAURER, weisen noch auf einen Typus der Entwicklung der paarigen Extremitäten hin, welcher dem hinteren Ende der Blustflosse von *Pristiurus* und *Torpedo* und den höheren Wirbeltieren eigentümlich sein soll. Hier gehen die Zellen angeblich getrennt aus den Muskelplatten der Myotome hervor, und bilden, während sie sich zwischen dem Mesenchym der Gliedmaßenanlage vermehren, die Muskulatur dieser letzteren. Einerseits möchte ich an die Entdeckung von Muskelknospen bei den Amphibien (FIELD bei *Amblystoma*) und besonders bei den Reptilien (MOLLIER bei *Lacerta*, SEVERTZOFF bei *Ascalabotes*) erinnern, anderseits wird meiner

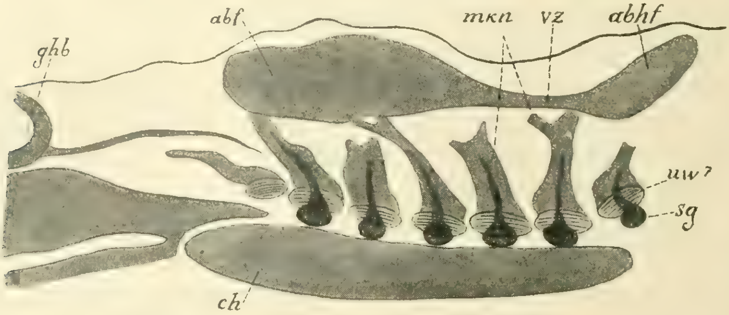
Ansicht nach auch bei freiem Austritt der getrennten Myotomzellen zur Bildung der Muskeln das Prinzip selbst durchaus nicht erschüttert.

Sowohl bei dem Vorhandensein von Muskelknospen, welche unzweifelhaft einen primitiveren Typus darstellen, als auch bei dem Eindringen einzelner Myotomzellen, sind stets die Myotome, d. h. die Elemente des segmentierten Mesoderms, als die eigentlichen Urheber der Muskelbildung anzusehen.

Wenig glaubwürdig scheinen mir namentlich jene Beobachtungen zu sein, welche auf die Bildung der Muskeln der paarigen Gliedmaßen auf Kosten der somatopleuralen Elemente hinweisen, d. h. auf Kosten des unsegmentierten Mesoderms (HARRISON u. e. a.).

Die Metamerie der Anlage der paarigen Flossen bleibt für mich außer allem Zweifel, trotz der interessanten Beobachtungen von BRAUS und trotz der Widerlegung von SEMON (1898), welcher nachweist, daß die Metamerie der Muskeln noch nicht die Metamerie des Organs bedingt, wie dies am Gesichtsorgan zu ersehen ist. Hierauf kann ich erwidern, daß die Phylogenie des Gesichtsorgans durchaus nicht die Möglichkeit seiner metameren Herkunft ausschließt. Außerdem glaube ich, daß das Zusammentreffen von metameren und nicht metameren Anlagen durchaus zulässig ist, besonders wenn dieselben zwei verschiedenen Embryonalschichten in einem definitiven komplizierten Organ angehören, welch letzteres das Resultat einer langen Anpassung an bestimmte physiologische Funktionen darstellt.

Die Metamerie der Anlage der paarigen Flossen äußert sich nicht nur in der Beteiligung einer bestimmten Anzahl von Myotomen an ihrer Bildung, sondern auch im Eindringen der Spinalnerven in die Anlage; diese Spinalnerven entsprechen der Zahl der Myotome, wie dies bei der Entwicklung verschiedener Gruppen von Fischen beobachtet worden ist. Die Teleostei bilden in dieser Hinsicht keine Ausnahme; so dringen z. B. bei *Salmo* und *Exocoetus* entsprechend den fünf Muskelknospen auch fünf Spinalnerven in die Brustflossenanlage ein. Diese Beziehungen der Muskelknospen und der ihnen entsprechenden Nerven im Bereich der Brustflosse werden durch die Rekonstruktionen, die ich nach Serien von Querschnitten durch *Exocoetus* (Fig. 32) und *Lophius* (Textfig. 3) zusammengestellt habe, verdeutlicht. Die Erscheinungen der Konzentration der paarigen Flossen finden sich auch bei den Teleostei ausgedrückt; die Bedeutung dieses Prozesses ist oben besprochen worden. In solcher Weise stelle ich mir den gegenwärtigen Stand der Frage von den ersten Entwicklungsmomenten der paarigen Flossen bei den Fischen vor. Die Knochenfische bilden, wie aus diesem Teile meiner Arbeit zu ersehen ist, keine bemerkenswerte Abweichung vom allgemeinen Entwicklungstypus und können in eine gemeinsame Reihe mit den andern Fischgruppen gebracht werden. Einige Eigentümlichkeiten ihrer Entwicklung sind durch die höhere Stufe ihrer Spezialisierung bedingt. Die Gruppe der Teleostei ist ohne Zweifel phylogenetisch die jüngste und in der Entwicklung am meisten fortschreitend. Keine andre Gruppe der Fische weist eine solche Mannigfaltigkeit und Vollkommenheit in der Anpassung ihrer Organisation an die verschiedensten Lebensbedingungen auf. Nichtsdestoweniger verrät die Ontogenie ihren primitiven Charakter und führt sie auf einen gemeinsamen Typus zurück.



Textfig. 3.

Rekonstruktion gegenseitiger Beziehungen der somatopleuralen Verdickung der Muskelknospen (*mkn*) und der Spinalganglien (*sg*) mit den von ihnen abgehenden Nerven bei *Lophius*-Embryo von 2,8 mm Länge. *abf* und *abhf*, somatopleurale Verdickung der Brust- und Bauchflossenanlage mit der Verbindungszone *vz*; *ch*, Chorda dorsalis; *ghb*, Gehörbläschen; *uw*. Myotome.

II.

1. Der Bau und die Entwicklung der Skeletelemente des Schultergürtels und der Brustflossen bei einigen Teleostiern.

Das Studium des Baues und der Entwicklung des Skelettes des Schultergürtels und der Brustflossen bei *Exocoetus*, dessen Ergebnisse ich im Jahre 1908 veröffentlicht hatte, wie auch die Durchsicht der entsprechenden Literatur, haben mich zu der Überzeugung gebracht, daß diese Fragen in Beziehung auf die Teleostei noch sehr ungenügend ausgearbeitet sind.

Infolgedessen beschloß ich meine Beobachtungen durch das Studium der Skeletelemente und ihrer Entwicklung in denselben Organen bei einigen andern Vertretern der Knochenfische zu erweitern. Obgleich die Herstellung vollständiger Serien der postembryonalen Entwicklung der Teleostei sehr beschwerlich ist und einen mehr zufälligen Charakter trägt, ist es mir dank der Liebenswürdigkeit verschiedener Herren Kollegen und einiger Anstalten dennoch gelungen ein passendes Material zu erhalten.

Unter den erzielten Serien von Fischjungen scheint *Ammodytes tobianus* hinsichtlich der Entwicklung besonders vollkommen zu sein, welche Art derselben Unterordnung der Percesoces, wie auch *Exocoetus*, angehört. Ich werde zuerst versuchen, die Entwicklung und den Bau des Skelettes des Schultergürtels und der Brustflosse dieser Art zu beschreiben.

Ammodytes tobianus.

Subordo Percesoces, Fam. Ammodytidae.

Die Bauchflossen fehlen. Das jüngste Exemplar, welches zu meiner Verfügung stand, ist ohne Schwanzflosse 12 mm lang. Aus der Fig. 19 ist zu ersehen, in welchem Zustande sich die Entwicklung der Skeletelemente des Schultergürtels und der Brustflosse von *Ammodytes* in diesem Stadium befindet. Wir haben auch hier eine gemeinsame Skeletplatte, welche in ihrem unteren Teile eng und etwas verdickt ist und die Anlage des künftigen Schultergürtels darstellt; in ihrem oberen Teile aber ist sie merklich dünner, umfangreicher und stellt die Anlage des Skelettes der Flosse selbst dar. Längs dem distalen Rande des erweiterten oberen Teiles breitet sich das mesodermale Gewebe in Gestalt einer Sichel aus, in welcher die Antimeren der Knochenstrahlen sich zu entwickeln beginnen. In der Anlage des primären knorpeligen Schultergürtels, und zwar in seinem ventralen Teile, bemerken wir bereits zwei Fortsätze; der eine derselben ist sehr lang und zieht sich nach hinten und etwas aufwärts, der andre ist viel kürzer, nach vorn und abwärts gerichtet. In diesen Fortsätzen erkennen wir den Postcoracoid- (*pop*) und den Präcoracoidfortsatz (*prp*). Vorn auf dem primären, noch nicht geteilten Schultergürtel liegt eine dünne, in dorsoventraler Richtung gestreckte Knochenplatte, welche selbständig in dem sie umgebenden Bindegewebe entsteht und das Cleithrum darstellt.

Wie aus dieser Beschreibung hervorgeht, sind alle diese Beziehungen der Anlagen der Skeletelemente bei *Ammodytes* den Verhältnissen sehr ähnlich, wie ich sie früher hinsichtlich *Exocoetus* dargelegt habe.

Die Fig. 20 (junges Exemplar ohne Schwanzflosse, 25 mm Länge) und 21 (33 mm Länge) zeigen uns die weitere Entwicklung. Der

Postcoracoidfortsatz breitet sich mehr und mehr aus (Fig. 20 *pop*) und erreicht einen unverhältnismäßig großen Umfang, während der Präcoracoidfortsatz (*prp*) fast gar nicht an Umfang zunimmt. Die ganze Anlage des Schultergürtels ist etwas breiter geworden und hat sich von der Skeletanlage der Flosse abgetrennt. In dieser Anlage kann man jetzt zwei Öffnungen bemerken: die vordere — Scapularöffnung (*scf*), und die hintere — Postcoracoidöffnung (*fpop*).

In der knorpeligen Anlage der Flosse beginnt die Differenzierung der Radialelemente. Dieser Vorgang hat hier einen etwas andern Charakter als bei *Exocoetus*. Wie dies aus der Fig. 20 zu ersehen ist, erscheinen in der Skeletplatte lange enge Spalten, welche gleichsam die erste Reihe der großen Radialia aus der Platte ausschneiden; die hinteren zwei Radialia sind an der Basis noch miteinander verbunden. Es ist bemerkenswert, daß sich im oberen Teile des hinteren Radiale eine kleine Spalte bildet, welche bestrebt ist zwei Radialia aus diesem Teile auszuschneiden. Alle Anlagen der künftigen Radialia sind in ihren distalen Teilen noch durch eine gemeinsame knorpelige Masse zu einer Platte vereinigt. Aus dieser Randzone differenziert sich etwas später die zweite distale Reihe kleinerer knorpeliger Radialia (*r*).

Auf der Fig. 21 sehen wir einen Zustand der Skeletelemente, welcher dem definitiven Zustande schon sehr nahe kommt. In dem primären Schultergürtel haben sich die Scapula (*sc*) und das Coracoideum (*co*) zu selbständigen Gebilden differenziert; sie sind durch ein knorpeliges Zwischenfeld voneinander getrennt, welches sich abwärts und vorwärts unter die Scapula hinzieht. Der Postcoracoidfortsatz (*pop*) wird sichtlich reduziert, und der Präcoracoidfortsatz (*prp*) wächst abwärts und vorwärts, d. h. es gehen hier dieselben Prozesse vor sich, wie auch bei der Entwicklung des primären Schultergürtels bei *Exocoetus*. In der freien Brustflosse bildet sich außer den vier schon im früheren Stadium angedeuteten Radialia noch ein fünftes, welches sich aus dem vordersten Teile der knorpeligen Platte differenziert, meiner Auffassung nach das erste Radiale; es dient dem ersten sogenannten Randstrahl als Stütze. Bemerkenswert ist die Verbindung der basalen Teile des fünften und dritten Radiale. Das erste Radiale bildet den Anfang einer ganzen Reihe kleinerer distaler Radialia, von welchen jedes je einen Strahl trägt; im ganzen finden sich bei *Ammodytes tobianus* in diesem Stadium deren zwölf. Bei dem erwachsenen *Ammodytes* (Fig. 22) sehen wir eine fast vollkommene Verknöcherung nicht nur des Schultergürtels, sondern auch der Radialia. Der Knorpel bleibt nur an den Gelenken bestehen, und zwar bei den Radialia in dem proximalen und distalen Teile, in dem Schultergürtel zwischen Scapula und Coracoideum und an der Spitze des Scapularfortsatzes, in dessen Vertiefung das erste Radiale sitzt, und endlich am ganzen unteren Rande der Scapula. Der Postcoracoidfortsatz hat sich fast völlig rückgebildet, obgleich eine Spur von ihm noch deutlich sichtbar ist. Das Cleithrum hat sich stark verbreitet, besonders in seinem unteren Teile; oben liegt dem Cleithrum das Supracleithrum an, welches in seinem unteren Teile verengt und im oberen erweitert ist. Es ist von Interesse, daß Scapula und Coracoideum, obgleich sie fast vollkommen verknöchert sind, dennoch ihre ursprüngliche Form beibehalten haben.

Gobius minutus.

Subordo Acanthopterygii, Fam. Gobiidae.

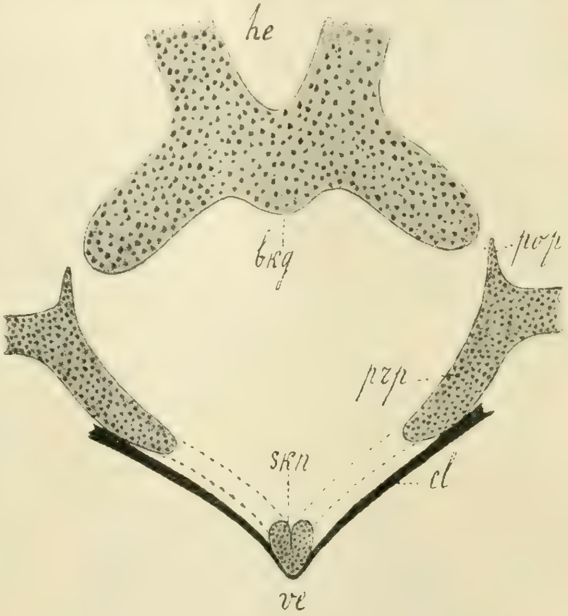
Das Skelet des Schultergürtels und der Brustflosse einer andern Art der Gattung *Gobius* (nämlich *Gobius guttatus*) war in seinem definitiven Zustande schon durch Gegenbaur (1865) untersucht worden; dieser Forscher beobachtete bei *Gobius* eine starke Reduktion des Schultergürtels und die Verdrängung desselben durch umfangreiche Radien, wobei diese letzteren fest am Schultergürtel sitzen und nur auf ihren distalen Rändern eine gemeinsame Gelenkoberfläche besitzen. Da Gegenbaur keine Entwicklungsstadien der Skeletelemente von *Gobius* besaß, so stand er vor dem Dilemma, entweder das vorderste Radiale als Scapula anzusehen, oder aber den tieferliegenden winzigen Knochenteil als solche anzuerkennen.

Gegenbaur entschloß sich ganz richtigerweise für die zweite Voraussetzung, obgleich ihm keine tatsächlichen Beweise hierfür vorlagen. Solche gibt uns nur das Studium der Entwicklung der Skeletelemente, welches ich denn auch für *Gobius minutus* unternommen habe. In den Fig. 16, 17, 18 ist die Konsequenz in der Entwicklung des Skelettes des Schultergürtels, wie auch der Brustflosse sehr deutlich zu bemerken. Das Bild des ersten Stadiums, welches zu meiner Verfügung stand, erinnert sehr an ein entsprechendes Stadium in der Entwicklung von *Exocoetus* und *Ammodytes*. Auf der Fig. 16 sehen wir tatsächlich eine gemeinsame primäre Skeletplatte, welche in ihrem unteren Teil etwas dicker ist und die Anlage des primären Schultergürtels vorstellt. Auf dem letzten unterscheiden wir die zwei gewöhnlichen Fortsätze: den hinteren Postcoracoidfortsatz (*pop*), welcher stärker entwickelt ist, und den vorderen Präcoracoidfortsatz (*prp*), welcher etwas schwächer ausgeprägt ist. Im vorderen oberen Teile der Schultergürtelanlage beginnt die Umwachsung des Nervs durch das Knorpelgewebe,

d. h. die Bildung der Scapularöffnung (*scf*). In der knorpeligen Skeletanlage der eigentlichen Flosse bemerkt man zu dieser Zeit noch keine Differenzierung, trotzdem sich eine ziemlich breite Spalte gebildet hat, welche die Grenze zwischen zwei künftigen Radialia bezeichnet. Die Fig. 17 (8 mm Länge) zeigt eine Entwicklungsstufe der Skeletelemente, auf welcher der Postcoracoidfortsatz, nachdem er etwas früher das Maximum seiner Entwicklung erreicht hatte, zu regressieren beginnt, während sich der Präcoracoidfortsatz stark abwärts und vorwärts ausbreitet. Im vorderen oberen Teile des Schultergürtels hat sich die Scapularöffnung schon vollkommen geschlossen, und in der knorpeligen Skeletplatte der eigentlichen Flosse sieht man außer einer Spalte des vorhergehenden Stadiums noch zwei Spalten; es sind demnach schon hier die vier künftigen Radialia angedeutet.

In der Fig. 18 endlich (18 mm Länge ohne Schwanzflosse) sind alle Bestandteile des Schultergürtels, wie auch der freien Brustflosse vollkommen ausgeprägt. Dieses Stadium der Entwicklung bestätigt die Voraussetzung von Gegenbaur von dem Vorhandensein einer Scapula bei *Gobius* und stellt die wahren gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Elemente zueinander fest. Aus der gemeinsamen Schultergürtelanlage differenzieren sich jetzt Scapula und Coracoid, welche durch eine knorpelige Zwischenzone (*zk*) getrennt sind. Die Scapula erscheint als ein langgestrecktes Plättchen, welches an seinem vorderen oberen Ende in einen kleinen Fortsatz ausläuft; in diesem vorderen Abschnitt befindet sich die Scapularöffnung. Besondere Aufmerksamkeit verdient die charakteristische Eigenheit in den gegenseitigen Beziehungen des Schultergürtels und der freien Brustflosse bei *Gobius minutus*, daß alle vier schon vollkommen ausgebildeten Radialia auf der Scapula angebracht sind. Das etwas nach hinten gelegene primäre knorpelige Coracoideum ist verhältnismäßig schwach entwickelt; in ihm sind die beiden Fortsätze des vorhergehenden Stadiums noch klar ausgeprägt. Der hintere Postcoracoidfortsatz (*pop*) ist stark reduziert, der vordere Präcoracoidfortsatz (*prp*) scheint ebenfalls etwas kürzer geworden zu sein. Dieser letztere Umstand ist allem Anschein nach durch eine eigentümliche Erscheinung der Differenzierung bedingt. Schon Gegenbaur (1865, s. Anmerkung S. 115) war darauf aufmerksam geworden, daß bei *Gobius* und *Hemitripterus* an der Symphyse der beiden Claviculae (bzw. Cleithrum) ein Hyalinknorpel zu bemerken ist. Aus diesem Anlaß hat er zwei sich gegenseitig vollkommen ausschließende Annahmen ausgesprochen: entweder gehört dieser Knorpel zum primären knorpeligen Schultergürtel und hat sich von ihm nur abgetrennt (was GEGENBAUR für glaubwürdiger hielt), oder der letztere ist eine sekundäre Bildung, welche nie mit dem primären knorpeligen Schultergürtel in Verbindung stand. Auf Grund meiner eignen Beobachtungen kann ich die Richtigkeit der ersten Auffassung von GEGENBAUR konstatieren. In der Tat erscheint dieser Knorpel als Resultat der Differenzierung des Präcoracoidfortsatzes, dessen distaler Teil vom proximalen abgetrennt wird und zusammen mit dem entsprechenden Teil der andern Seite einen Symphysialknorpel bildet, wie es die Textfig. 4 zeigt.

Ähnliche Symphysialknorpel sind von PARKER (1868) unter dem Namen »Epicoracoid« bei verschiedenen Vertretern der Familie Gobiidae, so z. B. bei *Amblyopus* und *Blennius* beschrieben worden; wahrscheinlich ist auch der Symphysialknorpel bei *Cottus* (nach PARKER) hierher zu stellen. Ferner ist nach meinen Beobachtungen über *Gobius minutus*, auf dem Stadium, welches die Fig. 18 zeigt, das Hauptknochenelement des sekundären Schultergürtels, das Cleithrum, schon stark entwickelt und umfaßt die Scapular- und Coracoidteile. Die Knochenelemente des sekundären Schultergürtels habe ich nicht näher untersucht, da von denselben für die Aufklärung der mich interessierenden Fragen nichts Neues zu erwarten war.



Textfig. 4.

Symphysialer Knorpel (*skn*) im Schultergürtel eines *Gobius minutus* von 22 mm Länge. *bkg*, Beckengürtel; *cl*, Cleithrum; *he*, hinteres Ende; *pop*, Postcoracoidfortsatz; *prp*, Präcoracoidfortsatz; *ve*, vorderes Ende.

Im Skelet der Flosse sehen wir in der Fig. 18 vier vollkommen ausgebildete Radialia, welche, wie dies sofort in die Augen fällt, stark über das Schultergürtelskelet prävalieren. Diese vier Radialia sind in ihrem proximalen und distalen Teil mit einer ununterbrochenen Schicht von Knorpelgewebe bedeckt, welches das erste Radiale fast ganz umschließt und auch zum Teil in die Zwischenräume der andern Radialia hineinragt. Oben, auf dem distalen Rande dieses Knorpels, ist eine zweite Reihe von 20 kleinen abgerundeten Radialia untergebracht, auf welchen die entsprechende Zahl von knöchernen Strahlen sitzt.

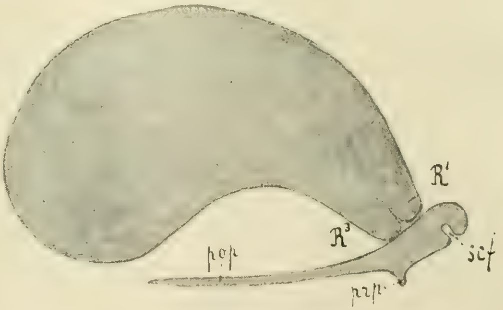
Durch das Studium der Entwicklung von *Gobius minutus* wird demnach das Vorhandensein einer primären knorpeligen Scapula, die Entwicklung zweier charakteristischer Fortsätze des Coracoids, von welchen der Postcoracoidfortsatz einem starken Regreß unterworfen ist, die kräftige Bildung von vier Radialia, welche sich zum Nachteil des Schultergürtels entwickeln, die Existenz der zweiten distalen Reihe der Radialia, endlich das Vorhandensein eines eigenartigen Symphysialknorpels festgestellt, welcher nichts andres ist, als das Produkt der Differenzierung der distalen Bezirke der Präcoracoidfortsätze.

Lophius piscatorius.

Subordo Pediculati, Fam. Lophiidae.

Es hat sich als sehr schwierig erwiesen, das Material über die postembryonale Entwicklung von *Lophius*, besonders was die späteren Stadien anbetrifft, zu erhalten. Trotz meiner Bitte an die Zoologischen Stationen zu Neapel, Villefranche-sur-Mer und an solche in den Vereinigten Staaten von Nordamerika, mir einige junge *Lophius* zu liefern, gelang es mir nur zwei junge Exemplare von *Lophius* von der Station zu Neapel zu bekommen, das eine von 63 mm Länge, das andre von 75 mm. Dagegen stand mir eine große Menge der jüngsten Stadien zur Verfügung, und ich hatte die Möglichkeit, an diesen dasjenige zu bestätigen, was ich schon früher bei der Entwicklung der Skeletelemente des Schultergürtels und der Brustflossen von *Exocoetus* beobachtet hatte. Bei *Lophius* differenziert sich aus der somatopleuralen Verdickung, und zwar aus ihrem centralen Teile, auf ganz übereinstimmende Weise, eine primäre prochondrale Skeletplatte, welche dem Schultergürtel und der Brustflosse gemeinsam ist. Etwas später verdickt sich der untere (proximale) Teil dieser Platte zur Bildung des künftigen primären knorpeligen Schultergürtels.

Die Fig. 6 gibt einen solchen Zustand der Skeletplatte wieder, und weist auch auf die gegenseitigen Beziehungen der übrigen Bestandteile der Brustflosse von *Lophius* hin. In der Mitte haben wir eine gemeinsame Skeletplatte, welche in ihrem unteren Teile die Anlage des Schultergürtels darstellt (*asg*). Längs der Platte sind zwei Reihen von perichondralen Zellen (*pchz*) angeordnet, je eine auf jeder Seite. Sie sind aus der somatopleuralen Verdickung entstanden und gehen oben in eine dichte Zellenmasse über, welche nichts andres darstellt, als ein kompaktes Derivat derselben Verdickung der Somatopleura. Die Zellenmasse, welche im Durchschnitt (Fig. 6) die Skeletplatte kappenartig bedeckt, zieht sich in Wirklichkeit längs des ganzen distalen Randes der freien Brustflossenanlage hin, wobei sie in ihrem vorderen Teile dicker, im hinteren dünner wird. In dieser mesodermalen Zellenmasse werden etwas später die Knochenstrahlen angelegt. An den Seiten der Skeletplatte liegen Muskelplatten, welche auf Kosten der Muskelknospen entstanden sind; sie bilden die Muskeln der Flosse. Aus dieser kurzen Beschreibung der Fig. 6 geht eine vollständige Übereinstimmung mit der entsprechenden Fig. 14 aus der Entwicklung von *Exocoetus* hervor (s. diese Zeitschr. Bd. XCI, Hft. 4, 1908). Auch die Identität der Entwicklungsprozesse selbst scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen. Der Zustand des primären Skelettes in den späteren Stadien der postembryonalen Entwicklung, welche zu meiner Verfügung waren, wird durch die Fig. 14 (Fischchen von 7 mm Länge) und die Textfig. 5 veranschaulicht; die letztere stellt das späteste Stadium der postembryonalen Entwicklung dar; der junge *Lophius* ist 8 mm lang. In der Fig. 14 ist die umfangreiche Skeletplatte der freien Flosse vortrefflich ausgeprägt, welche später die Grundlage der Radien abgeben wird. Der untere Teil der gemeinsamen Skeletanlage ist etwas verdickt und stellt den künftigen primären Schultergürtel dar. Beachtenswert ist ein langer, nach hinten gerichteter Fortsatz (*pop*), welchen ich für den Postcoracoidfortsatz der oben beschriebenen andern Knochenfische ansehe. Ich betone sein Auftreten auch hier aus dem Grunde, weil das definitive Skelet des Schultergürtels, ebenso wie das der freien Flosse, bei *Lophius* starken sekundären Änderungen unterworfen ist. Die Textfig. 5 zeigt



Textfig. 5.

Rekonstruktion des primären knorpeligen Skelettes des Schultergürtels und der freien Brustflosse bei einem *Lophius*-Embryo von 8 mm Länge. *pop*, Postcoracoidfortsatz; *prp*, Präcoracoidfortsatz; *scf*, Anlage der künftigen Scapularöffnung; R^1 und R^3, Radialia.

uns eine Rekonstruktion der Skeletanlage bei einem *Lophius* von 8 mm Länge und veranschaulicht noch ausführlicher jene Beziehungen. welche schon aus der Fig. 14 ziemlich klar ersichtlich sind. Die Rekonstruktion zeigt, daß in diesem Stadium im Schultergürtel die Bildung der Scapularöffnung und des Präcoracoidfortsatzes auf gewöhnliche Weise vor sich geht. Außerdem bemerkt man an der Basis der gemeinsamen Skeletplatte der freien Brustflosse den Anfang einer Differenzierung zweier Radien. Leider war es mir unmöglich, spätere Stadien der Entwicklung zu erhalten, weshalb im Studium dieser interessanten Prozesse, welche gerade auf diesen Stadien vor sich gehen, eine ziemlich große Lücke enthalten ist.

Das Skelet des Schultergürtels und der Brustflosse von *Lophius* ist schon in der alten, aber bis jetzt noch beachtenswerten Arbeit von Brühl (1847) und einigen andern beschrieben, wo sich auch entsprechende Abbildungen befinden. Jedoch das Studium dieses Skelettes an meinen zwei jungen Exemplaren gibt mir die Möglichkeit, einige Ergänzungen zu machen und veranlaßt mich, die gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Teile in etwas andrer Weise zu erklären. Die Fig. 15 zeigt das Skelet des Schultergürtels und der linken Brustflosse eines jungen *Lophius* (die Länge des Körpers ohne Schwanzflosse beträgt 7,5 cm) von der inneren Seite gesehen. Das Alter des Fischchens gab mir die Möglichkeit ein Präparat des Skelettes in toto nach Färbung mit Methylgrün herzustellen, wodurch alle knorpeligen Elemente deutlich hervortraten. An diesem Präparat sehen wir, daß der primäre knorpelige Schultergürtel ungemein schwach entwickelt ist, obgleich er durch zwei gewöhnliche Teile — die Scapula und das Coracoideum — repräsentiert wird, wobei in der Scapula die ihr zugehörige Öffnung enthalten ist. Das Coracoideum trägt einen nach vorn und abwärts gerichteten Fortsatz (*prp*); dieser letztere richtet sich mit seinem proximalen, erweiterten Teil etwas nach oben, krümmt sich sodann und legt sich mit seinem distalen zugespitzten Ende auf das Cleithrum. Diesen Fortsatz halte ich für den präcoracoidalen, während der im Stadium Fig. 14 so stark entwickelte Postcoracoidfortsatz, spurlos regressiert. Der sekundäre knöcherne Schultergürtel drängt die Elemente des primären knorpeligen durch seine Entwicklung völlig in den Hintergrund. Besonders stark entwickelt ist das Cleithrum (*cl*), an welchem ein Supracleithrum (*scl*) angebracht ist.

Siebenrock (1901) gibt an, daß bei *Lophius* noch ein kleines Posttemporale (= Suprascapulare nach Siebenrock) vorhanden sei, welches selbständig zwischen Squamosum und Paroccipitale (= Epioticum) eingeschoben ist. Ich habe dasselbe wohl aus dem Grunde nicht beobachtet, weil mir kein größeres Exemplar von *Lophius* zur Verfügung stand. Vom Cleithrum zieht sich nach hinten ein schmales sichelähnlich gebogenes Ersatzknöchelchen, welches unmittelbar unter der Haut liegt und ohne jeden Zweifel als Postcleithrum (= Postclavicula nach andern Autoren) angesehen werden kann.

Es ist von Interesse, daß bei *Lophius* das Cleithrum die Kiemenhöhle nicht wie bei den meisten andern Teleostiern von hinten schließt, sondern daß sich dieselbe etwas weiter nach hinten erstreckt; ein Teil der vorderen Gliedmaßen liegt daher scheinbar in der Kiemenhöhle, worauf schon früher durch HAMBURGER (1904) hingewiesen worden ist. Allein dieser Autor beschreibt den Schultergürtel von *Lophius* nicht richtig, indem er zu beweisen versucht, daß Scapula und Coracoideum mit dem Cleithrum (= Clavicula nach HAMBURGER) verwachsen sind. Dies geschah wahrscheinlich aus dem Grunde, weil HAMBURGER das Skelet eines erwachsenen Exemplares beobachtet hatte, an welchem das Studium der gegenseitigen Beziehungen der Skeletelemente des Schultergürtels in der Tat recht schwierig ist. Was den Bau des Skelettes der freien Brustflosse anbelangt, so ist derselbe bei *Lophius* besonders eigenartig. Schon äußerlich erinnern die Brustflossen etwas an die Extremitäten der Wassersäugetiere. Ihr inneres Skelet wurde meist nur in Hinsicht auf zwei Elemente beschrieben, welche METTENHEIMER »Carpum«, HAMBURGER dagegen »Basalia« nennt.

Die Fig. 15 zeigt uns, daß wir es hier in Wirklichkeit mit drei Radialia von sehr eigentümlicher Form zu tun haben. Zwei von ihnen (R^1 und R^3) sind in ihren proximalen Abschnitten mit ausgehöhlten Gelenkflächen versehen und sitzen auf der gewölbten Gelenkfläche der Scapula, wobei R^3 an seinem distalen Ende stark erweitert ist. Zwischen den distalen Enden von R^1 und R^3 liegt das zweite Radiale, welches seine Verbindung mit dem Schultergürtel eingebüßt hat. Im knorpeligen Zustande sind bei jüngeren *Lophius* die Grenzlinien dieses R^2 noch deutlich sichtbar, während dasselbe später mit dem distalen Teile des R^3 verschmilzt, wie dies aus der Zeichnung von METTENHEIMER entnommen werden kann. Längs des ganzen distalen Randes dieser drei Radialia erster Ordnung, welche hier eine abgerundete Gelenkfläche haben, liegt eine Reihe von Radialia (r), deren Vorhandensein an der Figur von METTENHEIMER nicht zu erkennen ist. Auf meinen jungen Exemplaren von *Lophius* finde ich 26 Radialia zweiter Ordnung (d. h. distale Radialia), wobei die beiden hinteren miteinander verschmolzen sind; einem jeden Radiale entspricht je ein knöcherner Strahl: diese letzteren tragen in ihrem proximalen Teil eine lang gebogene Apophyse an der äußeren Flossenseite und eine kurze an der inneren Seite.

Bei genauerem Studium der gegenseitigen Beziehungen der Skeletelemente meiner Exemplare von *Lophius* in situ, bemerkte ich, daß im normalen Zustande der Flosse die proximalen Teile beider Radialia erster Ordnung (R^1 und R^3) an ihrer Basis gekreuzt sind, so daß das kleinere Radiale, wenn man es von der dorsalen Seite betrachtet, auf dem größeren liegt (Fig. 11). Bei solcher Lage ist die konkave Oberfläche nach oben und die konvexe nach unten gerichtet. Es ist ziemlich leicht die Flosse auch in die umgekehrte Lage zu bringen, wenn man dieselbe im Hauptgelenk (d. h. dort, wo die Radialia erster Ordnung auf der Scapula sitzen) um 180° dreht. Bei einer solchen Lage befinden sich die proximalen Teile beider Radialia nebeneinander, d. h. sie kreuzen sich nicht, wobei der frühere hintere Rand der Flosse zum vorderen wird (Fig. 12). Dies hat mich veranlaßt, eine solche Lage für die ursprünglichere zu halten. Zur Bestätigung dieser Annahme könnte meiner Ansicht nach die Lage des Randstrahles dienen, welcher bei den Teleostiern gewöhnlich stärker entwickelt ist und am vorderen Rande der Flosse sitzt. Meine Exemplare erweisen sich für die Beantwortung dieser Frage jedoch als zu jung, indem alle Strahlen bei ihnen gleich stark entwickelt sind. Das Studium des Baues und der Lage der knöchernen Strahlen bei einem großen Exemplare von *Lophius* im Zoologischen Museum der k. Akademie der Wissenschaften zeigte mir, daß am hinteren Rande der normal liegenden Brustflosse einige harte und zugespitzte Knochenstrahlen sitzen, während die Strahlen am vorderen Rande etwas weicher sind. Wir haben demnach bei *Lophius* keinen echten Randstrahl, wie er bei den meisten andern Teleostiern vorhanden ist.

Dieses Merkmal für die Feststellung des primären vorderen Randes der Brustflosse ist hier nicht ausgesprochen. Die Lage der harten Knochenstrahlen am hinteren Rande der Brustflosse von *Lophius* ist sehr eigentümlich. Da mir keine Entwicklungsstadien von *Lophius* zu Gebote standen, welche auf mein letztes Stadium (von 8 mm Länge) folgen, so muß ich diese Frage unbeantwortet lassen. Bei einer vollständigeren Serie von jungen *Lophius* würde man den eigentlichen Charakter eines solchen Baues endgültig feststellen können.

Die Gestalt selbst der Brustflosse von *Lophius*, der Bau und die beweglichen Gelenke der proximalen Radialia, welche an die Knochen des Vorderarmes der höheren Wirbeltiere erinnern, überhaupt die ganze Konstruktion dieser Flosse spricht für eine ausgezeichnete Anpassung zum Kriechen auf dem Boden. Es mag hier darauf hingewiesen werden, daß eine ähnliche konvergente Struktur der proximalen Radialia bei *Polypterus* zu finden ist. Dort haben wir ebenfalls zwei lange rohrförmige Knochen, welche GEGENBAUR mit dem Pro- und Metapterygium der Selachier homologisierte, obgleich er sie für Ersatzknochen hielt. Allein die unlängst erschienene Arbeit von BURGETT (1902) gibt uns Hinweise darauf, daß auch diese Knochen entsprechende Knorpel haben, d. h. daß sie nach meiner Auffassung gewöhnliche proximale Radialia darstellen. Die Konvergenz der Charaktere dieser Elemente mit denen von *Lophius* wird dadurch bedingt, daß sich *Polypterus*, wie dies von KLAATSCH (1896) beschrieben wurde, beim Kriechen am Boden und im Schlamm auf die Brustflosse stützt.

Clupea (harengus, pontica, grimmi).

Subordo Malacopterygii, Fam. Clupeidae.

Schon der definitive Bau des Skelettes des Schultergürtels und der freien Brustflosse von *Clupea* ist, wie dies aus PARKERS Monographie hervorgeht, von sehr großem Interesse, da die Radialia hier gegliedert zu sein scheinen.

Meine Fig. 31 zeigt, daß die Beziehungen noch komplizierter sind. Auf Präparaten einer *Clupea harengus* von 60 mm Länge und einer *Clupea pontica* von 40 mm Länge (in beiden Fällen ohne Schwanzflosse) sieht man auf das deutlichste, daß wir im Skelet der freien Brustflosse drei Reihen von Elementen vor uns haben. Die erste Reihe, welche ich gewöhnlich als proximale Radialia bezeichne, besteht aus sechs bereits fast verknöcherten Elementen. Das erste Radiale (R^1) unter ihnen unterstützt den Randstrahl und ist ziemlich stark in denselben hineingeschoben. Das zweite und das dritte Radiale sind mit ihrer Basis verwachsen, das vierte, das fünfte und das sechste dagegen frei. Alle hinteren fünf Radialia (von zwei bis sechs) haben an ihrem oberen Ende knorpelige Gelenkköpfchen. Etwas höher befindet sich eine Reihe kürzerer, ebenfalls schon verknöcherter Elemente (r), welche an ihren unteren Enden mit Gelenkhöhlungen versehen sind. Bei *Clupea pontica* finden wir sechs solcher Elemente, welche den sechs Radialien der proximalen Reihe entsprechen; das erste Radiale dieser zweiten Reihe beider untersuchten Arten verschmilzt mit dem vorderen (ersten) Radiale der unteren Reihe, wobei es den zweiten Knochenstrahl trägt. Auf meinem Präparate von *Clupea harengus* sieht man in der zweiten Reihe noch ein Element, welches zwischen dem dritten und dem vierten liegt; das entsprechende Radiale der unteren Reihe ist bei ihm nicht vorhanden. Noch höher befinden sich bei beiden oben besprochenen Arten von *Clupea* einige knorpelige Elemente, welche auf diese Weise eine dritte, am meisten distale Reihe bilden. Das Vorhandensein einer dreifachen Reihe von Radialelementen bei *Clupea* ist insofern von Interesse, als es die Teleostei den niedriger stehenden Fischen, wie z. B. den Ganoidei, noch näher bringt. Daß *Clupea* in dieser Hinsicht unter den Teleostiern nicht einzig und allein dasteht und daß das Vorhandensein einer dritten Reihe von Radialelementen ein primitives Merkmal ist, wird, wie mir scheint, durch das hier und da beobachtete Auftreten einer dritten Reihe von knorpeligen Elementen bei einigen andern Teleostei bestätigt; etwas ähnliches fand Swirski bei *Esox*, und wird auch von uns in der vorliegenden Arbeit für *Anguilla* (s. u.) beschrieben. Außerdem findet sich eine dritte Reihe von knorpeligen Elementen im Skelet der freien Brustflosse nach den Zeichnungen von Gegenbaur (1865) auch bei einigen Welsen, so z. B. bei *Silurus glanis* und *Pimelodus atrarius*, welche auch in andern Beziehungen eine ziemlich primitive Stellung einnehmen. Auch der Bau des Skelettes des Schultergürtels bei *Clupea* ist von Interesse. Außer dem Posttemporale, Supracleithrum und Cleithrum, findet sich hier noch ein eigenartiges Postcleithrum, welches auf der äußeren Seite der Flosse (nicht aber auf der inneren, wie bei *Salmo* und den meisten Teleostei) liegt und aus drei Knochenelementen besteht; ein solches Verhalten hat schon Parker hinsichtlich *Clupea harengus* (s. seine Fig. 6, Platte II) erwähnt. Weiter findet sich im Schultergürtel von *Clupea*, und zwar auf dessen innerer Seite, eine Knochenbildung, welche auf einer primären knorpeligen Basis entsteht, was auf meinen Präparaten (*msco*) sehr deutlich zu sehen ist. Diese Bildung wird bei *Salmo*, wie auch bei andern Vertretern der Malacopterygii jetzt gewöhnlich als Mesocoracoideum bezeichnet. Der erwähnte Fortsatz hat indessen, wie aus meiner Fig. 31 hervorgeht, wenigstens in diesem Stadium, gar keine Beziehung zum Coracoideum, und ist bloß ein Auswuchs des unteren verdickten Scapularteiles; die ganze Scapula ist hier durch einen breiten Zwischenknorpel (*zk*) vom Coracoideum getrennt. Leider waren keine jüngeren Stadien zu meiner Verfügung, auf denen alle Momente der Entwicklung dieser Bildung hätten verfolgt werden können. Einstweilen wird man diese Bildung mit dem allgemein angenommenen Namen eines Mesocoracoideum bezeichnen müssen entsprechend einer ähnlichen Bildung bei *Salmo*, welche von SWINNERTON als ein Coracoidfortsatz beschrieben worden ist (Mesocoracoid nach SWINNERTON).

Von jüngeren Stadien der Entwicklung von *Clupea* sind auf der Fig. 30 Abbildungen der Skeletelemente einer jungen *Clupea grimmi* von 30 mm Länge (ohne Schwanzflosse) mitgeteilt. Abgesehen davon, daß die Skeletanlage der beiden Brustflossen ein ideal symmetrisches Bild darstellt (diese Figur ist nicht etwa ein Schema, sondern eine genaue Abbildung des Präparates), läßt sich aus derselben noch eine interessante Eigentümlichkeit erkennen, welche, soviel mir bekannt ist, in der Literatur noch nicht beschrieben worden war. Es handelt sich darum, daß die Skeletanlagen des primären Schultergürtels beider Brustflossen durch kurze Präcoracoidfortsätze (*prp*) miteinander verbunden sind; es resultiert auf diese Weise eine ununterbrochene Skeletanlage für den Schultergürtel beider Brustflossen. Auch hier fallen riesige Postcoracoidfortsätze (*pop*) auf, welche später vollkommen rückgebildet werden, sowie drei charakteristische Öffnungen (wie bei *Salmo*): die Scapular- (*scf*), Präcoracoid- (*prp*) und Postcoracoidöffnung (*pop*).

Aus diesem Entwicklungsstadium des Skelettes des Schultergürtels kann man auch den Prozeß der Bildung des sogenannten Mesocoracoideum bis zu einem gewissen Grade erklären. Auf der Spitze der Scapula bemerkt man eine Anschwellung des Knorpelgewebes. Diese letztere zieht sich bald zu einem Fortsatz aus, welcher nach der inneren Seite der Schultergürtelanlage umbiegt. Eine ähnliche, jedoch stärkere und umfangreichere Anschwellung (*msco*) entsteht auf der Grenzlinie zwischen Scapula und Coracoideum. Der Fortsatz, welcher von der erwähnten Anschwellung abgeht, verläuft nach dem Fortsatze, welcher an der Spitze der Scapula beginnt; infolgedessen bildet sich auf der inneren Seite der Skeletanlage des Schultergürtels ein knorpeliger Mesocoracoidbogen. Dieser Bogen wird zum Centrum der Entwicklung, welche das definitive Mesocoracoideum in der Gestalt bildet, wie dies auf der Fig. 31 dargestellt ist. Verläuft der Prozeß der Mesocoracoidbildung bei *Clupea* in der Tat in der Weise, wie dies aus den zu meiner Verfügung stehenden Stadien festgestellt werden kann, so hat das sogenannte Mesocoracoideum bei *Clupea* gar keine Beziehungen zum Coracoideum. In diesem Falle kann aber schon die Bezeichnung selbst nur zu Mißverständnissen Anlaß geben. In der Skeletanlage der freien Flosse sehen wir in diesem Stadium folgende Beziehungen. Das erste Radiale hat sich aus der gemeinsamen primären Skeletplatte losgetrennt und bildet den Anfang einer distalen Reihe kleinerer

Radialia (*r*, im ganzen 15), während die fünf hinteren Radialia noch proximal und distal durch Knorpelgewebe untereinander verbunden sind und nur durch drei längliche Spalten angedeutet werden; dabei ist das zweite Radiale anscheinend noch im vorderen großen knorpeligen Bezirk untrennbar mit dem dritten Radiale verschmolzen. Ein jedes distale Element *r* trägt je einen Knochenstrahl. Das Studium des Baues der Skeletelemente der vorderen Gliedmaßen bei *Clupea* veranlaßt uns demnach nicht nur zu einer andern Auffassung der Homologie einiger Skeletteile, sondern es hilft uns auch den primären Typus des Skelettes des Schultergürtels und der Brustflosse bei den Knochenfischen festzustellen.

Anguilla vulgaris.

Subordo Apodes, Fam. Anguillidae.

Bevor ich meine in diesem Kapitel enthaltenen Beobachtungen zusammenfasse, will ich noch bei dem sonderbaren Bau des Skelettes des Schultergürtels und der Brustflosse von *Anguilla* verweilen, einer unter den Knochenfischen einzig dastehenden Erscheinung; ferner möchte ich einige interessante Erscheinungen, welche ich bei der Entwicklung von *Salmo* beobachtet habe, hervorheben.

Beim Durchlesen der bekannten Monographie von Parker (1868) mußte die darin befindliche Abbildung des Skelettes des Schultergürtels und der Brustflosse von *Anguilla* meine Aufmerksamkeit erregen; aus derselben kann man deutlich erkennen, daß in der Brustflosse dieser Fische eine überaus große Anzahl von Radialia erster Ordnung (Radialia proximalia), und zwar in einer Anzahl von bis zu acht Stück in einer Reihe, enthalten sind. Ich bemühte mich daher, mir ein ausgewachsenes Exemplar von *Anguilla* zu verschaffen, um aus demselben das Skelet der vorderen Gliedmaßen zu präparieren.

Es gelang mir auch, einige junge Exemplare von *Anguilla* zu bekommen, wobei das Skelet des kleinsten Exemplares (72 mm Länge) sich als vollkommen knorpelig erwies, wie dies aus der Fig. 23 hervorgeht; es sind nur zwei Ersatzknöchelchen des sekundären Schultergürtels vorhanden: ein langes gebogenes Cleithrum (*cl*) und ein kleines Supracleithrum. Der primäre Schultergürtel besteht aus einer gemeinsamen knorpeligen Platte, welche mit ihrem unteren hinteren Rande fast ganz frei in der Rinne des knöchernen Cleithrum liegt, weshalb dieselbe leicht von dieser letzteren abgesondert werden kann. In der gemeinsamen knorpeligen Platte des Schultergürtels unterscheiden wir zwei Centren der künftigen Verknöcherungen: das eine, vordere

Centrum für die Scapula (an seinem hinteren Rande befindet sich die gewöhnliche Öffnung), das andre, hintere für das Coracoideum. Zwischen diesen beiden in konzentrischen Schichten angeordneten knorpeligen Teilen befindet sich ein breites Feld undifferenzierten Knorpels, dessen dicke Schicht die beiden Elemente des Schultergürtels bekleidet, und welcher sich nach vorn und oben zu einem Fortsatz *vf* auszieht. Dieser undifferenzierte Knorpel ragt nach oben zwischen die künftige Scapula und das Coracoideum herein und trennt, indem er sich in seinen distalen Teilen stark ausbreitet, die Reihe der großen Radialia erster Ordnung vollständig von der Scapula und dem Coracoideum ab. Hier sitzen demnach alle Radialia auf diesem Knorpel, ohne irgendwelche Berührungspunkte mit der Scapula und dem Coracoideum zu haben. Das erste Radiale sitzt in der Gelenkgrube des vorderen oberen Teiles desselben Knorpels und dient dem ersten vorderen Strahl als Stütze. Es gibt also bei *Anguilla* im ganzen acht Radialien erster Ordnung (*R*). In diesem Stadium ist an der Basis des zweiten knöchernen Strahles ein kleines knorpeliges Element (*r*) zu sehen. welches zu der zweiten distalen Reihe der Radialia gerechnet werden muß. Im Skelet des Schultergürtels und der Brustflosse einer ausgewachsenen *Anguilla* sehen wir im wesentlichen die gleichen Verhältnisse, wie im früher beschriebenen Stadium. Obgleich die Scapula und das Coracoideum eine Verknöcherung erlitten haben, ist doch auch noch im definitiven Zustande das starke Vorherrschen des knorpeligen Gewebes vor dem knöchernen in die Augen fallend, wobei von den Ersatzknochen — Cleithrum und Supracleithrum — natürlich abzusehen ist.

Das erste Radiale, durch welches der vordere knöcherne Strahl gestützt wird, ist der Verknöcherung nicht unterworfen.

Einen sehr charakteristischen Zug in den gegenseitigen Beziehungen der Bestandteile des Schultergürtels und der Brustflossen bei *Anguilla* bildet der Umstand, daß auch im definitiven Zustande die zahlreichen Radialia weder auf der Scapula noch auf dem Coracoideum, sondern auf dem stark entwickelten Zwischenknorpel sitzen.

Die Fig. 24 zeigt, daß zum ersten Radiale (*r*) der zweiten Reihe noch drei Elemente hinzugekommen sind, auf welche sich die darauffolgenden Strahlen stützen. Außerdem bemerkt man im Gebiete des sechsten und siebenten Radiale noch ein knorpeliges Element. Es liegt etwas oberhalb von den Radialia erster Ordnung, jedoch unter den Radialia zweiter Ordnung, wobei es für keinen der Strahlen als Stütze dient. Es ist wohl möglich, daß wir es hier mit dem atavistischen Auftreten in früheren Zeiten vorhanden gewesener Radialia dritter Ordnung zu tun haben. Wenn wir den Skeletbau des Schultergürtels und der Brustflosse von *Anguilla* betrachten, so drängt sich von selbst die Frage auf, ob in diesem eigenartigen Bau primäre Merkmale ausgeprägt sind, oder ob er ein Resultat sekundärer Veränderungen und Anpassungen darstellt. In der Tat ist fast bei keinem der uns bekannten Knochenfische das primäre Knorpelskelet in solch vollständigem Maße erhalten geblieben wie bei *Anguilla*. Und sind denn die vielen Radialia erster Ordnung nicht ebenfalls als die Offenbarung eines primären Bautypus der Brustflosse zu betrachten? Aus den Angaben der Literatur kann man sich davon überzeugen, daß nur bei *Gymnotus electricus* nach Sagemehl (1885) ein mit demjenigen von *Anguilla* sehr übereinstimmendes primäres Skelet des Schultergürtels vorhanden ist, allein bereits mit drei Verknöcherungen: 1) der Scapula, 2) dem Coracoid und 3) dem Spangenstück. Die Ähnlichkeit mit *Anguilla* wird noch größer durch den Umstand, daß Sagemehl bei *Gymnotus* acht Radialia erster Ordnung abbildet.

Bei *Anguilla* ist, wie dies aus meinen Zeichnungen zu ersehen ist, ein Spangenstück nicht vorhanden; in dieser Hinsicht ist demnach der Schultergürtel von *Gymnotus* vielleicht noch primitiverer Natur als bei *Anguilla*.

Um die Frage von den primären Zügen im Bau des Schultergürtels von *Anguilla* definitiv beantworten zu können, muß die Entwicklung dieser eigenartigen Form natürlich zuvor untersucht werden müssen.

Zur Beantwortung dieser Fragen wäre das Studium der Entwicklung von *Anguilla* überhaupt von ganz besonderer Wichtigkeit. Leider ist es so schwierig, das nötige Material zu bekommen, daß wir über die Entwicklung dieser interessanten Art fast gar nichts wissen. Es liegen uns einige Hinweise von vergleichend-anatomischem Charakter über den primären Bau von *Anguilla* vor. Abgesehen davon, daß *Anguilla* zu der Unterordnung der Apodes gehört, welche auch nach der Einteilung von Boulenger eine sehr niedere Stellung im System einnimmt, finden wir auch noch spezielle Hinweise auf den sehr primitiven Bau von *Anguilla* in den Arbeiten von Bridge (1896) und Siebenrock (1901). So hält Bridge auf Grund seiner Untersuchungen über die unpaaren Flossen von *Anguilla* (und *Conger*), deren Bau für den primitivsten unter allen andern Teleostiern, und dabei dem Bau der unpaarigen Flossen von *Amia* und *Lepidosteus* für sehr nahestehend. Siebenrock, welcher sich auf seine Beobachtungen über die Art und Weise der Verbindung des Schultergürtels mit dem Schädel stützt, kommt ebenfalls zu dem Schlusse von dem primitiven Charakter der ganzen Gruppe der Apodes (eigentlich der mit *Anguilla* verwandten Gattungen *Nettastoma*, *Muraena*, *Conger*). In der Tat besitzt weder *Anguilla*, noch die ihr verwandten *Conger*, *Muraena*, *Muraenesox*, ein Posttemporale, so daß der Schultergürtel mit dem Schädel nur mit Hilfe eines elastischen Bündels verbunden ist.

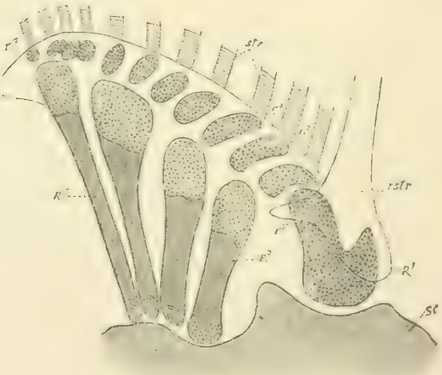
Es scheint mir infolgedessen, daß wir mehr Gründe haben, im Bau der Brustflosse von *Anguilla* primäre Merkmale zu erblicken, als regressive, sekundäre Merkmale. Das Studium der Entwicklung von *Anguilla* müßte die Bildung der Post- und Präcoracoidfortsätze sowie auch die Existenz einer großen Anzahl von Muskelknospen feststellen, welche in die Anlage der Brustflosse eintreten.

Salmo (salar, trutta).

Subordo Malacopterygii, Fam. Salmonidae.

Ich habe nicht die Absicht die Entwicklung des Skelettes des Schultergürtels und der Brustflosse von *Salmo* hier ausführlich zu beschreiben, da dieselbe schon in der Arbeit von SWINNERTON (1906) ziemlich genau dargestellt worden ist, abgesehen von den Untersuchungen andrer Autoren (WIEDERSHEIM, DUCRET u. a.), welche übrigens hinsichtlich der Ausführlichkeit und Klarheit ihrer Darstellung der sich abspielenden Prozesse von geringerem Interesse sind. Bei dem Studium der Entwicklung der hier besprochenen Skeletelemente bemerkte ich bei *Salmo* einige Abweichungen von dem für diese Gattung normalen Entwicklungstypus; diese Abweichungen werden nicht selten angetroffen und bieten meiner Ansicht nach für die Beantwortung der Frage über die Phylogenie der paarigen Extremitäten der Teleostier ein allgemeines Interesse dar. Ich halte es nicht für überflüssig hier wenigstens einige Grundzüge des gewöhnlichen Typus der Entwicklung von *Salmo* hervorzuheben, welche von den früheren Autoren entweder gar nicht berührt, oder doch nicht mit genügender Schärfe betont worden sind.

Die Entwicklung des Schultergürtels und der freien Brustflosse von *Salmo* geht auf demselben Wege vor sich, wie bei den oben beschriebenen Arten. Charakteristisch erscheint die Bildung eines Mesocoracoideum im primären Schultergürtel (das »Spangenstück« andrer Autoren), welches, nach der Beschreibung verschiedener Autoren, aus dem proximalen Teile des Coracoideum, und zwar an dessen innerer Seite, hervorwächst und nach dem oberen vorderen Abschnitt der Scapula gerichtet ist, wobei es als Centrum für die selbständige perichondrale Verknöcherung dient (s. die Fig. 25, 26 u. 27 *msco*). Bei *Salmo* kommen auch die zwei andern Coracoidfortsätze vor, von welchen der Postcoracoidfortsatz (*pop*) rückgebildet wird, der Präcoracoidfortsatz dagegen sich nach vorn und abwärts ausbreitet, indem er an seinem distalen Ende mit dem entsprechenden Ende der andern Seite in der medioventralen Linie in Berührung tritt. In dem primären Schultergürtel von *Salmo* sind drei Öffnungen vorhanden: die eine befindet sich in der Scapula, die zwei andern in dem Coracoideum. Durch die Scapularöffnung (*scf*) geht nach Swinnerton ein Stamm von drei miteinander verbundenen Spinalnerven (1—3), und durch die größere der Coracoidöffnungen, die Postcoracoidöffnung, der vierte Spinalnerv mit einem Zweige des fünften. Durch die dritte Öffnung, die Präcoracoidöffnung, tritt das Blutgefäß hindurch. In der freien Brustflosse von *Salmo* finden sich zwei Reihen von Radialia. In der ersten proximalen Reihe (Radialia erster Ordnung, *R*) werden gewöhnlich fünf Radialia beschrieben, von welchen das erste, vordere, dem ersten, am stärksten entwickelten, knöchernen Strahle (Randstrahle) als Stütze dient, und bei erwachsenen Exemplaren sogar ziemlich weit in denselben hineinwächst. Obgleich dieses erste Radiale den Anfang der zweiten distalen Reihe kleinen der Radialia (*r*) bildet, welche den andern knöchernen Strahlen als Stütze dienen, so läßt sich doch auch aus meinen Präparaten von *Salmo* ersehen, daß dieses vordere knorpelige, den ersten Strahl stützende Element trotzdem zu den Radialia erster Ordnung (der sogenannten proximalen Reihe) gezählt werden muß. Zum Schlusse möchte ich noch auf seine eigenartige Gestalt hinweisen.



Textfig. 6.

Skelet der freien Brustflosse von *Salmo* (*salar*?). *R*, proximale Radialia; *r*, distale Radialia; *rstr*, Randstrahl; *sc*, Scapula; *str*, Knochenstrahlen.

Auf dem hinteren oberen Ende dieses ersten Radiale befindet sich ein großer, abgerundeter, deutlich ausgesprochener Fortsatz, welcher in der Reihe der nach hinten folgenden Radialia zweiter Ordnung liegt. Nach meiner Ansicht ist dieser Fortsatz nichts andres, als das mit dem ersten Radiale verwachsene knorpelige Element der zweiten Reihe von Radialia, weshalb ich dieselben mit den Buchstaben R^1 und r^1 (s. die Fig. 25—27) bezeichne. Das obenerwähnte erste Radiale der distalen Reihe (r') bildet mit dem zweiten Radiale derselben Reihe ein bewegliches Gelenk, wie dies auf der Textfig. 6 angegeben ist. Die übrigen vier Radialia erster Ordnung sind von verschiedener Größe; gewöhnlich ist das dritte und namentlich das zweite derselben viel mächtiger entwickelt als das vierte und das fünfte. Schon dieser Umstand veranlaßt uns unter anderm zu der Annahme, daß das zweite und dritte Radiale jedes für sich nichts andres darstellt, als das Produkt der Verwachsung zweier Elemente. Eine Bestätigung meiner Auffassung darüber, daß die Vorfahren von *Salmo* eine größere Zahl von Radialia besessen haben als die heutigen Vertreter dieser Gattung, welche deren nur fünf besitzen, glaube ich in einigen Abweichungen von dem gewöhnlichen Entwicklungstypus der Skeletelemente der Brustflosse erblicken zu können. Diese Abweichungen bei *Salmo* (*salar*?) sind aus der Fig. 25—27 zu ersehen.

Aus dem gemeinsamen primären knorpeligen Plättchen der Brustflosse differenzieren sich bei *Salmo* gewöhnlich fünf Radialia erster Ordnung, worauf ich schon früher hingewiesen habe. Indessen sehen wir auf der Fig. 25, daß das vierte Radiale in zwei an ihrer Basis verbundene Stücke gespalten ist, so daß wir hier sechs anstatt fünf Radialia haben. Es ist von Interesse, daß wir in der Brustflosse der andern Seite bei demselben Exemplar (die Figur zeigt die innere Seite der linken Flosse) die normale Anzahl von Radialia erblicken, d. h. fünf, wobei dieselben alle voneinander getrennt sind. Daß wir es in diesem Falle mit einer, meiner Ansicht nach, atavistischen Erscheinung zu tun haben, wird durch die Analyse der Aufeinanderfolge der Radialia zweiter Ordnung (sogenannte distale Radialia) bestätigt. Nach SWINNERTON trägt jedes proximale Radiale normalerweise zwei distale Radialia. Wie man aus der Fig. 25 ersieht, kommen hier in der Tat je zwei distale Radialia auf jedes proximale Radiale (mit Ausnahme des letzten, wo sich die entsprechenden Radialia noch nicht gebildet hatten), wobei auch dem verkürzten vierten Radiale zwei knorpelige Elemente der distalen Reihe entsprechen.

Es gelangen nicht selten Erscheinungen zur Beobachtung, welche einen vollkommen entgegengesetzten, meiner Ansicht nach progonistischen Charakter haben, wie dies aus der Fig. 27 zu ersehen ist. Trotz dem ziemlich späten Entwicklungsstadium und der starken Zerstörung des knorpeligen Gewebes im primären Skelet, sehen wir hier eine Verbindung der Basen des vierten und fünften Radiale, während in der Brustflosse der andern Seite bei demselben Exemplar alle Elemente der proximalen Reihe schon längst isoliert sind. Eine solche Verspätung in der Isolierung kann leicht zu einer definitiven Verwachsung führen. Auf derselben Figur bemerkt man, daß sich in der zweiten distalen Reihe der Radialia ein nach dem Schema von SWINNERTON überschüssiges Element vorfindet, indem nach diesem Autor auf jedes proximale Element je zwei distale Elemente zu zählen sind. Ich muß übrigens bemerken, daß das Auftreten überflüssiger Radialia zweiter Ordnung bei *Salmo* sehr häufig vorkommt, wie man dies auf der Textfig. 6 sieht, wo dem vierten proximalen Radiale drei distale Radialia, dem fünften dagegen vier Radialia entsprechen. Endlich sehen wir auf der Fig. 26 einen gleichsam kombinierten Fall. Einerseits ist das vierte Radiale an seiner Basis mit dem fünften verwachsen, anderseits aber zeigt dasselbe fünfte Radiale eine Tendenz zur Spaltung.

Alle diese Erscheinungen in den besprochenen Fällen beweisen, wie mir scheinen will, einerseits, daß bei den Vorfahren von *Salmo* in der proximalen Reihe der Radialia der Brustflosse, und folglich auch in deren distaler Reihe, eine größere Anzahl von Elementen enthalten war, anderseits, daß man bei den jetzigen Vertretern der Gattungen *Salmo* eine Tendenz zur Verwachsung der Radialia und zur Verminderung ihrer Anzahl sehen kann.

Die oben beschriebenen Fälle von Abweichungen von der normalen ontogenetischen Entwicklung des Brustflossenskelettes bei *Salmo* können demnach, wie mir scheint, zur Erklärung der phylogenetischen Abstammung dieser Gattung dienen und geben sogar einige Andeutungen auf den künftigen Weg ihrer Entwicklung.

Übersicht der Literatur.

Da ich bei meinen Untersuchungen nicht nur die Entwicklung des Schultergürtels und des Brustflossenskelettes bei den Teleostiern, sondern auch den definitiven Bau dieser Organe berührt habe, so würde eine eingehendere Übersicht der umfangreichen Literatur die vorliegende Arbeit mit Material überfüllen, welches dazu noch kaum ein wissenschaftliches, sondern bloß noch ein historisches Interesse für uns hat. Namentlich sind die Angaben über den Bau des definitiven Skelettes bei den Teleostiern in sehr vielen Arbeiten zerstreut, so daß ich nicht beabsichtige dieselben hier zu besprechen, indem meine Arbeit sonst einen monographischen Charakter annehmen müßte. Infolgedessen werde ich nur diejenigen Untersuchungen erwähnen, die in irgendwelcher

Hinsicht zur wesentlichen Aufklärung der von mir berührten Fragen dienen können.

Wir wollen uns vor allem darüber klar werden, wie sich die Fragen entwickelt haben, welche auf die Ontogenie der Skeletelemente des Schultergürtels und der Brustflossen bei den Teleostiern Bezug haben.

Bis zum Erscheinen der Inaugural-Dissertation von SWIRSKI (1880) besaßen wir keine einzige Arbeit bezüglich der Entwicklung des Skelettes der hier untersuchten Organe. Die Abhandlungen von FORCHHAMMER (1819), RATHKE (1833), BAER (1835), FILIPPO DE FILIPPI (1841), VOGT (1842), DUVERNOY (1844), LEREBOULLET (1852), BAUDELOT (1872) und OELLACHER (1878), welche einige Hinweise auf die Entwicklung der Brustflossen bei den Teleostiern enthalten, sind für unsre Untersuchung von keinem Interesse. Nur RATHKE beobachtete bei *Blennius* das Auftreten eines »Wurzelstücks« und »Randstücks«; aus dem ersten, welches er als »Carpus« bezeichnet, sollte sich der Schultergürtel, aus dem zweiten die Strahlen (?) entwickeln. SWIRSKI untersuchte in der obenerwähnten Dissertation die Entwicklung des Schultergürtel- und Brustflossenskelettes bei *Esox* und berührte dabei eine ganze Reihe interessanter, auf diese Organe bezüglicher Fragen. Er hat zuerst darauf hingewiesen, daß sich im hinteren Teile der primären knorpeligen Platte ein Fortsatz bildet (sein Coracoidfortsatz = dem Postcoracoidfortsatz bei *Exocoetus* u. a.), welcher später degeneriert; SWIRSKI hielt ihn für homolog mit dem ventralen Teile des Schultergürtelbogens bei den Selachiern. Er beschrieb auch die Entwicklung des Procoracoidfortsatzes (= dem Präcoracoidfortsatze bei *Exocoetus* u. a.), war jedoch irrtümlicherweise der Ansicht, daß derselbe unabhängig von der Skeletplatte entstehe. SWIRSKI beobachtete ferner auch die Entwicklung des sogenannten »Spangenstückes«. Bei den Cyprinidae (die von ihm untersuchte Art wurde nicht genauer bestimmt) findet dieser Autor, daß dieses Gebilde auf der inneren Seite des Schultergürtels aus zwei Fortsätzen entsteht; der eine dieser Fortsätze geht von der Spitze, der andre von der Basis der Scapula aus, und sie begegnen sich und verwachsen über der Scapularöffnung zu einem ununterbrochenen Bogen. Bei *Esox* erscheint nach SWIRSKI nur an dem Gipfel der Scapula ein kleiner, nach der inneren Seite gebogener Fortsatz, welcher sich übrigens nicht weiter entwickelt; trotzdem hält ihn der Verfasser für homolog mit dem Spangenstück bei den Cyprinidae. Gegenwärtig erhalten diese Beobachtungen nach der Einführung des Begriffes vom Mesocoracoid in die Literatur, ein besonderes Interesse[1].

Endlich betonte SWIRSKY die Aufeinanderfolge der Entwicklung der Radialia erster und zweiter Ordnung, wobei er auch das Erscheinen knorpeliger Zwischenelemente (α, β, γ) beobachtete. Die ziemlich zahlreichen Irrtümer in den Beobachtungen von SWIRSKI veranlaßten WIEDERSHEIM (1892) in seiner bekannten Arbeit »Das Gliedmaßenskelet der Wirbeltiere« diesen Autor einer strengen Kritik zu unterziehen (S. 175).

WIEDERSHEIM wies ganz richtig darauf hin, daß der Procoracoidfortsatz bei *Esox* in SWIRSKIS Arbeit nicht selbständig entstehe, sondern bloß einen vorderen Sproß der gemeinsamen Skeletplatte darstelle; auf Grund einer topographischen und morphologischen Analyse hält der Verfasser diesen Fortsatz für eine echte »Pars coracoidea«. Was den Fortsatz betrifft, welchen ich als Postcoracoideum bezeichne (= Coracoid nach SWIRSKI), so hält ihn WIEDERSHEIM für eine neue Erwerbung der Teleostei und macht den Vorschlag, denselben Processus posticus zu nennen; dieses letztere Gebilde (= Postcoracoidfortsatz bei *Exocoetus, Ammodytes, Gobius, Salmo*) ist indessen in Wirklichkeit keine neue Erwerbung der Teleostei, wie dies WIEDERSHEIM vermutete, sondern im Gegenteil ein provisorisches Organ. Als genügender Beweis hierfür kann, meiner Ansicht nach, sein Entstehen und sein weiteres Schicksal bei den von mir untersuchten Knochenfischen dienen. Der Postcoracoidfortsatz entwickelt sich rasch zu riesigem Umfange und wird ebenso rasch wieder rückgebildet; im definitiven Skelet bleibt häufig gar keine Spur mehr von ihm übrig. Der Processus anticus ist nach WIEDERSHEIM nichts andres, als der Präcoracoidfortsatz der oben von mir beschriebenen Arten. Die von WIEDERSHEIM auf Seite 180 gegebene Abbildung entspricht demnach in keinem Falle den wirklichen gegenseitigen Beziehungen zwischen den Bestandteilen des primären knorpeligen Skelettes bei den Teleostiern.

Bevor wir zu den weiteren Arbeiten über die uns in Anspruch nehmende Frage übergehen, müssen wir unbedingt die Arbeit von SAGEMEHL (1885) hervorheben, welche zwar hauptsächlich andre Fragen des Baues der Knochenfische zum Gegenstand hat, allein zum Teil auch den Schultergürtel behandelt. Der Verfasser beschreibt kurz den ungemein interessanten Schultergürtel von *Gymnotus electricus*, welcher in der Tat einen außerordentlich primitiven Charakter aufweist. Er steht dem von mir beschriebenen Schultergürtel und der freien Brustflosse von *Anguilla* sehr nahe, besitzt ebenfalls acht Radialia erster Ordnung und trägt, was für weitere Schlußfolgerungen von besonderem Interesse ist, ein Spangenstück. Von Interesse ist auch, daß das erste Radiale nach SAGEMEHL keinerlei Beziehungen zum ersten Strahl aufweist; dieses Verhalten erinnert an die Verhältnisse bei *Spatularia*. Nach SAGEMEHL schließt sich das Skelet der Brustflosse von *Gymnotus* an dasjenige von *Amia* an.

---

[1] Wir wissen z. B., daß nach BOULENGERS System *Esox* zur Ordnung der Haplomi gehört, deren Vertreter kein Mesocoracoid besitzen.

Die Entwicklung des Skelettes des Schultergürtels und der Brustflosse bei *Salmo* (*Trutta lacustris*) wurde von DUCRET im Jahre 1894 untersucht. Dieser Autor hat die Aufeinanderfolge in der Entwicklung der verschiedenen Bestandteile ziemlich richtig dargestellt und die Bildung von fünf Radialia erster Ordnung für *Salmo* nachgewiesen, obgleich er das weitere Schicksal des ersten Radiale nicht richtig beschrieb. Vom Postcoracoidfortsatz bei *Salmo* ist DUCRET derselben Ansicht wie WIEDERSHEIM: er hielt denselben für eine Neubildung und nennt ihn Processus ensiformis. Ich habe schon oben die Unrichtigkeit eines solchen Standpunktes dargelegt. Das Verschwinden des Postcoracoidfortsatzes selbst erklärt DUCRET nicht durch einen Regressionsprozeß, sondern durch das immer größere Anwachsen der gemeinsamen Skeletplatte, welche diesen Fortsatz gleichsam in sich aufnimmt. Ein solcher Standpunkt wäre ganz bequem, wenn er der Wirklichkeit entspräche. Die Auffassung von DUCRET wird indessen durch die oben mitgeteilte Entwicklung der Skeletelemente verschiedener Knochenfische vollkommen widerlegt.

Es genügt, die aufeinander folgenden Entwicklungsstadien von *Ammodytes* und *Gobius* (Fig. 16—22) zu betrachten, wo der riesige Postcoracoidfortsatz in seiner Länge der gesamten Anlage des primären Schultergürtels nicht nachsteht, um sich davon zu überzeugen, daß hier kein verstärktes Wachsen der primären Skeletplatte in der Richtung nach hinten stattfindet, und daß dieselbe auch nicht imstande wäre, eine so große Bildung zu umwachsen. Außerdem ist auf der Spitze des Postcoracoidfortsatzes während seiner Rückbildung ein Degenerationsprozeß im Knorpelgewebe deutlich ausgesprochen. Sogar auf Totalpräparaten von *Gobius* kann man Spuren des reduzierten Teiles des Postcoracoidfortsatzes deutlich unterscheiden.

In der Arbeit von GUITEL (1896) finden wir die Entwicklung des Schultergürtel- und Brustflossenskelettes bei *Cyclopterus lumpus* ziemlich ausführlich dargelegt, obgleich der Verfasser in diesen Fragen, wie auch bezüglich der Muskelentwicklung, hauptsächlich nur die äußere Seite der Erscheinungen berührt und nicht tiefer in ihr Wesen eindringt. GUITEL konstatierte eine starke Entwicklung der vier Radialia erster Ordnung (nach ihm Basalia) bei *Cyclopterus* im Gegensatz zu den schwach ausgeprägten Elementen des primären Schultergürtels (d. h. der Scapula und dem Coracoideum): es resultieren Verhältnisse, welche den Beziehungen des Skelettes bei *Gobius* (Fig. 18) sehr nahe kommen. Im definitiven Zustande findet GUITEL bei *Cyclopterus* außer den genannten Elementen noch die Ersatzknochen: Clavicula, zwei Supraclaviculae und Postclavicula; Teile der primären Scapula und des primären Coracoideum bleiben auch beim erwachsenen Individuum knorpelig. Endlich sind vor verhältnismäßig kurzer Zeit zwei Arbeiten erschienen, welche besondere Aufmerksamkeit verdienen: es sind dies die Arbeiten von SWINNERTON (1906) und HALLER (1906).

SWINNERTON untersuchte die Entwicklung des Skelettes des Schultergürtels und der Brustflosse bei *Salmo salar* und *Gasterosteus*, wobei er alle seine Beobachtungen durch plastische Wachsmodelle nachgeprüft hat. Allein die Anwendung nur dieser Methode ist zu einseitig. Nichtsdestoweniger sind SWINNERTONS Untersuchungen die vollständigsten und geben uns das richtigste Bild von der Entwicklung der Skeletelemente. Dieser Autor wies auch auf die Ähnlichkeit der ersten Entwicklungsstadien bei *Salmo* und *Gasterosteus* hin, auf das Entstehen des Post- und des Präcoracoidfortsatzes, sowie auf deren weiteres Schicksal: er beobachtete bei *Salmo* das Eindringen der fünf Spinalnerven in die Brustflosse (den ersten Spinalnerv hält er für den N. hypoglossus), von denen sich die drei vorderen (1—3) zu einem Stamm vereinigen und in die Scapularöffnung, der vierte dagegen, zusammen mit einem Zweig des fünften, in die Coracoidöffnung (eigentlich die Postcoracoidöffnung) eindringen.

Das Spangenstück (nach GEGENBAUR und andern früheren Autoren) hält SWINNERTON für das Mesocoracoideum und beschreibt es als einen Sproß des Coracoideum, der durch allmähliche Entwicklung bis zur Spitze der Scapula heranwächst.

SWINNERTON wies ferner nach, daß die »interclavicle« bei *Gasterosteus* nicht einen Teil des Coracoideum darstelle, wie dies STARKS beschrieben hatte (1902), und nicht dem gleichnamigen Knochen beim Stör homolog sei: dieser Knochen entsteht aus einer selbständigen bindegewebigen Verknöcherung, weshalb er auch von dem Verfasser »Infracleithrum« genannt wird.

Theoretisch führt SWINNERTON den Gedanken durch, daß der Postcoracoidfortsatz das Metapterygium bei den Ganoidei (Stör) und bei den Selachiern darstelle, wobei seine gegenwärtige Lage in der Entwicklung der Teleostei durch die Drehung der Flosse erklärt wird, welche schon bei den Ganoidei angefangen hat. Nach Swinnerton bilden die Teleostei ohne Mesocoracoideum eine besondere Gruppe und stammen nicht von den Teleostei mit Mesocoracoid ab.

Haller beschäftigt sich in seiner Arbeit mit dem Aufsuchen der Pterygialelemente im primären Skelet der Knochenfische, in dem solche den hypothetischen Vorfahren der Teleostei zukommen sollten; die faktischen Angaben dieser Arbeit sind stark anzuzweifeln. So liegt z. B. nach Haller bei der Entwicklung der Skeletelemente des Schultergürtels bei *Salmo irideus* das Cleithrum auf dem Coracoideum, das letztere hält der Verfasser für das einzige primäre Element des Schultergürtels, wobei die Verknöcherung des Coracoideum vom Cleithrum ausgeht, d. h. er nimmt Beziehungen an, die bis jetzt bei keinem andern Knochenfische beschrieben worden sind. Hinsichtlich der Entwicklung des Cleithrum weist Haller nach, daß dasselbe als eine epitheliale Einstülpung hinter dem Opercularapparate, etwas unterhalb der Seitenlinie entsteht. Obgleich die Ansicht, daß die Clavicula (= Cleithrum) einer Schuppe homolog sei, schon längst von O. Hertwig (1876) ausgesprochen worden war, ist diese Homologie bis jetzt noch nicht ontogenetisch festgestellt worden; auch Hallers Beobachtungen sind in dieser Hinsicht wenig überzeugend[1]. Daß sich die Radialia von der Scapula erst nach dem Entstehen der Naht zwischen Scapula und Coracoideum abtrennen, wie Haller dies beschreibt, ist ebenfalls bis jetzt noch nicht bewiesen worden. Dem »Spangenstück« legt Haller in Übereinstimmung mit Wiedersheim keinerlei phylogenetische Bedeutung bei. Er gibt die Möglichkeit zu, daß dasselbe bei den Teleostiern (*Salmo*) unter dem Einflusse der Muskeltätigkeit entstehen könne, wobei es bei älteren Teleostiern, wie z. B. bei *Salmo*, in Gestalt eines Fortsatzes auftritt und nur bei phylogenetisch jüngeren Arten, wie bei den Cyprinidae und Mormyridae in Verbindung mit dem oberen Teile der Scapula steht. Hallers Standpunkt verdient jedenfalls großes Interesse, und ich werde noch die Möglichkeit haben, auf denselben zurückzukommen.

Was die von Braus (1906) in dem Handbuch O. Hertwigs zusammengestellte Übersicht betrifft, so ist dieselbe sehr einseitig verfaßt und bietet uns nichts Neues im Gebiete der hier besprochenen Fragen.

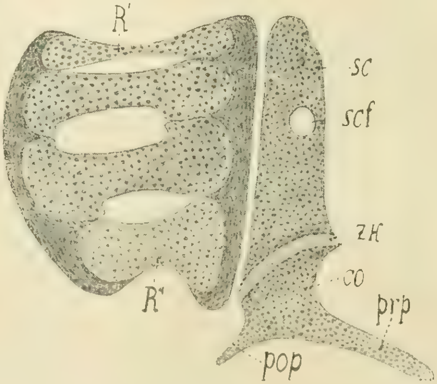
---

[1] Späterhin ist der Gedanke von einer Entstehung der das Cleithrum bei *Salmo salar* zusammensetzenden Osteoblasten aus dem Ectoderm von Szyli (1907) ebenso erfolglos ausgesprochen worden. Meine Untersuchungen geben keinerlei Hinweise auf die Möglichkeit einer derartigen Entwicklung.

In der oben dargelegten Literaturübersicht habe ich die Frage über die ersten Entwicklungsstadien der primären Skeletplatte aus dem Grunde nicht berührt, weil in dieser Beziehung die Beschreibungen verschiedener Autoren miteinander übereinstimmen und meinen Beobachtungen über die Entwicklung von *Exocoetus* und *Lophius* vollkommen entsprechen.

Es gibt noch eine Kategorie von Fragen, welche zwar mit der Entwicklung des Skelettes der freien Flosse zusammenhängen, jedoch in der vorliegenden Arbeit wenig besprochen worden ist. Es ist dies die Entwicklung der sogenannten Hornfäden (Fibres cornées) und der Knochenstrahlen. Den letzteren ist eine ausführliche Arbeit von Harrison gewidmet (1893), in welcher auch eine Übersicht der hierauf bezüglichen Literatur mitgeteilt ist. Außerdem beschäftigt sich auch Guitel (1896) ziemlich eingehend mit diesen Skeletbildungen. Durch die Untersuchungen von Harrison ist festgestellt worden, daß bei den Teleostiern ähnlich wie bei den Selachiern, die Hornfäden im Laufe des ganzen Lebens bestehen bleiben und gleichzeitig mit den Knochenstrahlen vorhanden sind, welche bedeutend später entstehen. Während ihrer Entwicklung machen die nur mit Hornfäden versehenen embryonalen Flossen der Teleostei gleichsam ein Selachier-Stadium durch, bei welchen Knochenstrahlen überhaupt nicht gebildet werden und die Hornfäden während des ganzen Lebens das einzige sekundäre Skelet der Flossenplatte darstellen. Die Hornfäden sind demnach bei den Teleostiern ontogenetisch und phylogenetisch älter als die Flossenstrahlen, verwandeln sich aber nicht in letztere, wie dies Ryder früher nachzuweisen suchte (1884—86). Nach Harrisons Beobachtungen entstehen die Hornfäden aus Körnchen, welche in den Fortsätzen der mesodermalen Zellen auftreten. Die Flossenstrahlen entwickeln sich nach Harrison ebenfalls aus Körnchen, die in den Osteoblasten entstehen, wobei das umgebende Protoplasma eine homogene Schicht bildet, welche die Körnchen überzieht; späterhin verschwinden die Körnchen wieder (Harrison 1893).

Was das definitive Skelet des Schultergürtels und der Brustflosse bei den Teleostiern anbelangt, so besitzen wir, abgesehen von den schon ziemlich veralteten Untersuchungen von Cuvier et Valenciennes (1828), Mettenheimer (1847), Brühl (1847), Stannius (1854), Bruch (1861) u. a. m., zwei klassische Arbeiten in den Monographien von Gegenbaur (1865) und Parker (1868), welche die Grundlagen für das Studium des Baues und der Entwicklung des Skelettes dieser Organe bilden. Ich habe selbstverständlich nicht die Absicht, diese umfangreichen Untersuchungen einer kritischen Beurteilung zu unterwerfen, muß aber bemerken, daß vom Standpunkt unsrer heutigen, auf den Befunden der Ontogenie beruhenden Kenntnisse des Baues der uns beschäftigenden Organe, viele Kapitel dieser Monographien recht veraltet erscheinen und viele in ihnen berührte Fragen sich jetzt in ganz andrer Beleuchtung darstellen. Dem Bau des Skelettes des definitiven Schultergürtels und der Brustflosse bei den Teleostei sind einige neuere Arbeiten gewidmet, wie z. B. die Arbeiten von Starks (1902), Swinnerton (1903) u. a. Einzelne Skelette und Teile derselben sind auch bei Siebenrock (1901), Bridge und Boulenger (1904), Hamburger (1904), Berg (1907), Pychlau (1908) u. a. beschrieben worden. Unter den letztgenannten Arbeiten verdient besondere Beachtung die Untersuchung von Siebenrock über die Verbindungsweise des Schultergürtels mit dem Schädel, welche zahlreiche Vertreter verschiedener Gruppen der Teleostei umfaßt. Um die Wichtigkeit des Studiums der Entwicklung des Schultergürtels und der Brustflosse für das Verständnis des wahren Wesens des Baues und der gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Elemente im definitiven Skelet hervorzuheben, will ich auf die Arbeit Hamburgers hinweisen. Bei der Untersuchung des Skelettes dieser Organe bei *Periophthalmus* und *Squalius cephalus* fand der Autor bei beiden Arten weder eine Scapula noch ein Coracoideum, und vermutet diese Knochen schließlich unter den Basalien (d. h. den Radialia erster Ordnung): »Bei *Periophthalmus* und bei *Squalius* haben wir wahrscheinlich diese beiden Knochenstücke in der Reihe der Basalia zu suchen.« Ich habe die Möglichkeit gehabt, diese Angabe von Hamburger an einer Serie junger *Periophthalmus*-Exemplare, die mir Herr P. Iwanoff aus Java



Textfig. 7.

Das primäre knorpelige Skelet des Schultergürtels und der Brustflosse eines *Periophthalmus* von 10 mm Länge. *co*, Coracoideum; *pop* und *prp*, Post- und Präcoracoidfortsatz; *R*, Radialia; *sc*, Scapula; *scf*, Scapularöffnung; *zk*, Zwischenknorpel. Vergr. 150.

mitgebracht hatte, nachzuprüfen, und fand, wie auch zu erwarten war, daß der allgemeine Entwicklungstypus auch dieser Art zukommt. Sowohl die Scapula als auch das Coracoideum entstehen an ihren gewöhnlichen Stellen (Textfig. 7) und werden in ihrem definitiven Zustande durch die sich stark entwickelnde perichondrale Verknöcherung, sowie durch das immer mehr und mehr anwachsende Cleithrum verdeckt, wie dies auch bei *Gobius* zu sehen ist.

Endlich ist unlängst eine kleine Arbeit von Pychlau (1908) erschienen, welche hauptsächlich der Bildung des Randstrahles der Brustflosse bei den Teleostiern und seiner Muskulatur gewidmet ist. Indem Pychlau die Beziehungen des knorpeligen (primären) und des knöchernen (sekundären) Elementes, welche den vorderen Randstrahl bei *Salmo, Barbus* und einigen andern Teleostiern bilden, ziemlich ausführlich bespricht, erblickt er in seinem knorpeligen Element das Propterygium von Gegenbaur. Überhaupt dreht sich die Beschreibung der von Pychlau berührten Fragen nur um die Formeln, welche schon Gegenbaur gegeben hat und trägt nichts Neues zur Aufklärung der Phylogenie der Brustflossen bei den Teleostiern bei. Die Behauptung des Verfassers, daß alle Teleostei einen Randstrahl besitzen und daß bei den meisten von ihnen ein Spangenstück (= Mesocoracoideum der neueren Autoren) vorhanden ist, entspricht nicht der Wirklichkeit.

3. Allgemeine Zusammenfassung.

Aus den oben besprochenen einzelnen Beispielen in der Entwicklung und dem Bau der Skeletelemente des Schultergürtels und der freien Brustflossen, welche fünf verschiedenen Unterordnungen der Teleostei (den Malacopterygii, Apodes, Percesoces, Acanthopterygii, Pediculati) entnommen waren, lassen sich einige Schlüsse in bezug auf den gemeinsamen Entwicklungstypus dieser Organe bei den Knochenfischen ziehen.

Durch ein sorgfältiges Studium der genannten Skeletelemente wird mit zweifelloser Sicherheit festgestellt, daß die einen Elemente, und zwar die knorpeligen, einen primären Charakter besitzen, die andern dagegen, und zwar die knöchernen, erst später entstehen und einen sekundären Charakter aufweisen. Diese sekundären knöchernen Elemente haben keine wesentliche phylogenetische Bedeutung. In den meisten Fällen ersetzen sie bei den Teleostiern vollständig das primäre knorpelige Skelet und verbergen bisweilen so sehr die wahren gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Bestandteile des Skelettes zueinander, daß schon einige Male auf die vollkommene Abwesenheit sogar solcher Grundelemente hingewiesen wurde, wie der Scapula und des Coracoideum (Hamburger u. a.).

Es wird demnach nur das Studium der Entwicklung der primären, knorpeligen Skeletelemente ontogenetische Hinweise auf den phylogenetischen Gang der Entstehung der Brustflosse der Teleostei geben, und die morphologische Bedeutung der einzelnen Bestandteile aufklären können. In dieser Hinsicht ist so wenig getan worden, daß man in den Schlüssen nicht vorsichtig genug sein kann. Wir wollen uns demnach vor allem bemühen die gemeinsamen Züge in der Entwicklung der primären knorpeligen Elementen zu finden.

Alle oben beschriebenen Fälle, ebenso wie auch verschiedene Hinweise in der Literatur liefern uns den Beweis von der Identität der ersten Momente in der Entwicklung der Skeletanlage bei verschiedenen Teleostei. Aus den Zellen der somatopleuralen Verdickung bildet sich die primäre prochondrale Skeletplatte, welche dem Schultergürtel und der freien Brustflosse gemeinsam ist. Mit der Verwandlung des prochondralen Gewebes in das chondrale geht die Differenzierung der primären knorpeligen Elemente vor sich. Im proximalen Teile der Skeletplatte differenzieren sich die sogenannten Scapula und Coracoideum, im distalen Teil die Radialia. Gleichzeitig trennt sich der proximale Teil der Platte von dem distalen. Haller schreibt dem Moment dieser Trennung eine hinweisende phylogenetische Bedeutung zu. Nach seinen Beobachtungen an *Salmo* geschieht die Abtrennung des distalen Teiles mit den Radialia von dem proximalen mit der Scapula und dem Coracoideum später, als die Abtrennung der Scapula von dem Coracoideum. Dieser Umstand scheint Haller ein weiterer Beweis dafür zu sein, daß die Scapula früher der freien Flosse angehört habe, und daß sie nichts andres darstelle, als das Metapterygium der Selachier. An meinen Objekten scheint jedoch die Naht zwischen Scapula und Coracoideum erst später zu entstehen, als die Abtrennung der knorpeligen Platte der freien Brustflosse von derjenigen des Schultergürtels vor sich geht (s. Fig. 23 bei *Exocoetus*[1], Fig. 16 bei *Gobius*, Fig. 20 bei *Ammodytes*); infolgedessen kann ich mich diesem Beweis von Haller zugunsten seiner Ansicht nicht anschließen. Noch vor der Abtrennung aus der gemeinsamen Skeletplatte gehen in ihrem proximalen Teile, d. h. in der Gegend des künftigen Schultergürtels, sehr wichtige Prozesse vor sich. Am hinteren unteren Rande des Teiles, welcher dem künftigen Coracoideum entspricht, zeigt sich ein Fortsatz (*pcp*), welcher sehr rasch nach hinten wächst, und eine verhältnismäßig riesige Größe erreicht (Fig. 20[1], 21[1], 14, 16, 19, 20, 30). Dieser Fortsatz, welchen ich entsprechend neueren Arbeiten als Postcoracoideum bezeichne, beginnt bald sich zu reduzieren, und fehlt im definitiven Skelet entweder vollständig, oder tritt doch nur als Rudiment auf (*Gobius*, Fig. 18, *Ammodytes*, Fig. 22). Hinsichtlich der Entstehung und der Bedeutung dieses Fortsatzes finden sich in der Literatur außerordentlich verschiedene Ansichten, welche ich bereits oben zusammengestellt und auf ihren Wert hin besprochen habe. Mit fortschreitender Rückbildung des Postcoracoidfortsatzes beginnt das Anwachsen eines andern, anfangs nicht besonders großen Fortsatzes (*prp*) auf dem vorderen Rande desselben Bereichs des künftigen Coracoideum (Fig. 24[1], 17, 21). Diesen Fortsatz bezeichne ich als Präcoracoideum; sein Schicksal ist ein sehr verschiedenes. In den meisten Fällen wächst der Präcoracoidfortsatz bis zur ventralen Medianlinie, wo er sich mit einem ebensolchen Fortsatz der andern Seite berührt (Fig. 25[1], 22, 27); in solchen Fällen bleibt bei fortschreitendem Ersatz des Knorpels durch Knochengewebe hier, an dem Berührungspunkte beider Präcoracoidfortsätze, ein Teil des Knorpels bestehen, wie dies z. B. bei *Salmo*, *Periophthalmus* und einigen andern Arten der Fall ist. Bei einigen Vertretern der Teleostei degeneriert — nach meinen Beobachtungen bei *Gobius* — der mittlere Teil des Präcoracoidfortsatzes, und die abgetrennten distalen Teile dienen als symphysaler Knorpel (vgl. Fig. 17, 18 und Textfig. 4). Wahrscheinlich sind auch die symphysalen Knorpel bei *Amblyopus*, *Blennius* (beide aus der Familie der Gobiidae) und *Cottus* das Resultat einer solchen Differenzierung, wie man dies nach den Abbildungen des definitiven Skelettes in Parkers Monographie voraussetzen kann. Der bemerkenswerte Fall bei *Clupea*, den ich beschrieben habe, wo schon vom Anfang an die beiden Präcoracoidfortsätze ganz normal an der mittleren ventralen Linie (Fig. 30) verwachsen sind, d. h. einen ununterbrochenen gemeinsamen Bogen des Schultergürtels beider vorderen Gliedmaßen bilden, steht einstweilen einzig da; doch hat er, wie es mir scheint, eine sehr wichtige phylogenetische Bedeutung, wie dies aus dem Nachstehenden zu ersehen sein wird. Indem der Präcoracoidfortsatz der perichondralen Verknöcherung unterliegt, behält er entweder seine primäre Form bei (*Salmo*, Fig. 27; *Ammodytes*, Fig. 22), oder aber er wird zum Herd einer umfangreichen Verknöcherung (*Exocoetus*, Fig. 25[1]), aus welcher er sich in der Form einer kleinen Leiste hervorhebt.

---

[1] Diese Zeitschrift Bd. XCI. Heft 4. 1908.

---

[1] Diese Zeitschrift, Bd. XCI. Heft 4. 1908.

Während der Rückbildung des Postcoracoidfortsatzes und der Ausbreitung des Präcoracoidfortsatzes, differenzieren sich im proximalen Teile der gemeinsamen knorpeligen Skeletplatte die Elemente des Schultergürtels: die Scapula und das Coracoideum.

Diese Differenzierung wird in den meisten Fällen durch die in der Grenzzone vor sich gehende Umwandlung des Hyalinknorpels in faserigen Knorpel bedingt (Fig. 24[1] 25[1], 18, 21, 22). Allein die Größe dieser Zwischenzone kann in verschiedenen Fällen variieren und die Grenze der gewöhnlichen Gliederung bedeutend überschreiten, wie dies aus der Vergleichung der Fig. 24[1], 25[1], 18, 22, 24 hervorgeht. Diese Variationen sind so beträchtlich, daß ich mich unwillkürlich frage, ob nicht diesem Zwischenknorpel eine besondere morphologische Bedeutung zukomme. Wenn wir es hier mit einer gewöhnlichen Synchondrose zweier Knochen zu tun hätten, so würde dieselbe wohl kaum einen solchen Charakter aufweisen, wie z. B. im definitiven Skelet von *Anguilla* (Fig. 24) und *Gymnotus* (nach SAGEMEHL). Bei diesen Formen sind die Knochenelemente von Scapula und Coracoideum sehr unbedeutend; die Hauptmasse des Schultergürtels dagegen besteht aus dem Zwischenknorpel (*zk*), auf welchem auch alle proximalen Radialia sitzen. Es ist von Interesse, daß auf den ersten Stadien von *Exocoetus* zwei Nähte vorhanden sind (Fig. 24[1]), die eine von der Seite der Scapula, die andre von der Seite des Coracoideum; diese Nähte grenzen die mittlere Region (*nl*) von diesen Knorpeln ab, welches Verhalten an die Verhältnisse des definitiven Schulterskelettes bei *Anguilla* erinnert.

In der Arbeit von GEGENBAUR (1865) finden wir mehrere verschiedenartige Fälle einer solchen Erscheinung, jedoch leider nur im definitiven Zustande. So sitzen z. B. bei *Peristedion cataphractum* und *Trigla hirundo* auf diesem Zwischenknorpel zwei mittlere Radialia (von 4) und bei *Hemitripterus* sogar drei (von 4). Nach meinen Beobachtungen sitzen bei *Clupea* auf demselben Knorpel (Fig. 31 *zk*) die drei hinteren Radialia. Alle diese Fälle schließen sich auf das engste an die Beziehungen an, die ich früher hinsichtlich *Anguilla* betont habe. Ich hielt es für notwendig die Aufmerksamkeit auf diese Frage zu lenken, wobei ich dieselbe jedoch einstweilen ungelöst lasse. Was die sogenannte Scapula anbelangt, so stellt sie gewöhnlich eine Platte mit der charakteristischen Öffnung für den Durchtritt der Nerven dar (nach Swinnerton gehen durch diese Öffnung die Spinalnerven 1—3). Sie wird durch das Umwachsen des hier schon früher hindurchtretenden Nervenbündels mit Knorpelgewebe gebildet, wie man dies auf den Fig. 21[1], 22[1], 23[1], 16, 17 sehen kann.

---

[1] Diese Zeitschrift Bd. XCI. Heft 4. 1908.

In dem Bereich des Coracoideum und seiner Fortsätze sind bei *Salmo* und *Clupea* noch zwei Öffnungen vorhanden (Fig. 25 u. 30): die eine derselben, an der Basis des Postcoracoidfortsatzes, dient bei *Salmo* (nach Swinnerton) zum Hindurchtritt der Äste des vierten und fünften Spinalnervs, die andre — schon an der Grenzlinie der Scapula gelegen, jedoch viel näher zur Basis des Präcoracoidfortsatzes — zum Hindurchtritt eines Blutgefäßes. Bei den von mir beobachteten Knochenfischen findet sich eine Postcoracoidöffnung außer bei *Salmo* und *Clupea* auch bei *Ammodytes* (und, vielleicht im früheren Stadium, wie z. B. in Fig. 17, auch bei *Gobius*). Bei andern Knochenfischen können diese Öffnungen fehlen, während die Scapularöffnung sogar bei solchen Arten, wo die Elemente des Schultergürtels im höchsten Grade degeneriert sind, immer bestehen bleibt (z. B. *Lophius*, Fig. 15). Im Schultergürtel einiger Teleostei (Subordo Malacopterygii und Ostariophysi) ist noch ein primäres knorpeliges Element von ziemlich rätselhafter Herkunft enthalten. Dasselbe ist schon längst durch Mettenheimer und Markusen unter dem Namen »Spange« angeführt und später von Gegenbaur unter dem Namen »Spangenstück« (= le pont bei Emery und Simoni) beschrieben worden; in der letzten Zeit ist demselben auf die Initiative von Gill der Name »Mesocoracoid« gegeben worden, den ich auch in der vorliegenden Arbeit beibehalten werde. Dieses Element stellt im definitiven Zustand einen Knochenbogen über der Scapularöffnung dar, welcher an der inneren Seite des Schultergürtelskelettes gelegen ist. Swinnerton beschreibt diesen Bogen bei *Salmo* als einen Coracoidfortsatz, der sich gegen die Spitze der Scapula richtet. Auf meinen Präparaten in toto ist dieser Mesocoracoidbogen bei *Salmo* (Fig. 25—27) ebenfalls deutlich ausgesprochen (*msco*).

Allein nach dem Studium seiner Entwicklung, wie auch nach seinem definitiven Zustande bei *Clupea*, bin ich zu der Ansicht gelangt, daß der Name »Mesocoracoid« im gegebenen Falle ganz und gar unangebracht ist, indem das erwähnte Element bei *Clupea* keinerlei Beziehungen zum Coracoideum aufweist. Bei dieser Art entwickelt sich, wie ich dies schon früher beschrieben habe, das sogenannte »Mesocoracoideum« aus zwei Fortsätzen, von welchen der eine von der Spitze der Scapula, der andre vom mittleren Teile ihrer Basis (Fig. 30) abgeht. Auf dem Grunde dieses primären knorpeligen Bogens entwickelt sich der definitive, knöcherne Bogen, welcher bei der erwachsenen *Clupea* etwas andre Beziehungen aufweist (Fig. 31); indem das Mesocoracoid mit seiner Basis am scapularen Rande beginnt, welcher dem Zwischenknorpel (*zk*) anliegt, zieht es sich zu einem langen, an seinem Ende zugespitzten Fortsatz aus, der mit seinem Ende auf dem Cleithrum liegt.

---

[1] Diese Zeitschrift Bd. XCI. Heft 4. 1908.

Ein ähnlicher Entwicklungsgang ist schon früher von SWIRSKI (1880) bei jungen Cypriniden beschrieben worden (Art und Gattung waren nicht genau bestimmt worden). SWIRSKI weist außerdem bei *Esox* auf das Vorhandensein eines winzigen Fortsatzes an der Spitze der Scapula hin, welchen er mit dem Mesocoracoid (Spangenstück nach SWIRSKI) homologisiert. Diese letztere Beobachtung scheint aus dem Grunde von besonderem Interesse zu sein, weil das Mesocoracoideum bei der ganzen Unterordnung der Haplomi, zu welcher *Esox* gehört, im definitiven Zustande fehlt (vgl. BOULENGER 1904. S. 605). Es ist wohl möglich, daß die Anschwellung des oberen Teiles der Scapula bei *Exocoetus* im Stadium Fig. 24[1], auf welche ich schon in meiner früheren Abhandlung (1908) hingewiesen habe, nichts andres darstellt, als ein Rudiment des Mesocoracoidfortsatzes.

Die hier dargelegten Erwägungen sind von Bedeutung nicht nur in systematischer, sondern auch in phylogenetischer Beziehung. Das Vorhandensein oder das Fehlen des Mesocoracoids hält BOULENGER für eines der wesentlichsten systematischen Kennzeichen in der neueren Klassifikation der Teleostei. SWINNERTON schreibt dem Mesocoracoid eine so wichtige Bedeutung zu, daß er die Teleostei ohne Mesocoracoid für eine besondere, selbständige Gruppe hält, welche nicht von den Teleostiern mit Mesocoracoid abstammen soll. Das Auffinden von Mesocoracoidanlagen in der Ontogenie der Skeletelemente bei Vertretern andrer Unterordnungen und Familien, wo dasselbe im definitiven Zustande nicht vorhanden ist, dürfte viel engere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen feststellen, sowie auch die Abstammung aller Teleostei von einem gemeinsamen Ahnen mit Mesocoracoid aufklären. Der Charakter und die Herkunft des Mesocoracoids bei *Salmo* ist für mich noch nicht ganz klar. Nach SWINNERTON nimmt dasselbe seinen Ursprung vom Coracoideum, doch bezeichnet der Verfasser in keiner einzigen seiner Abbildungen die

---

[1] loc. cit.

Grenzlinie zwischen Scapula und Coracoideum. An einem von mir hergestellten Skelet eines erwachsenen *Salmo salar* sieht man, daß die Scapula an der Grenzlinie mit dem Coracoideum einen nach der inneren Seite gerichteten Fortsatz bildet. Obgleich der größere Teil des proximalen Abschnittes des Mesocoracoideum im definitiven Zustande bei *Salmo* dem Coracoid angegliedert wird, so ist doch sein oberer Teil auch mit dem erwähnten inneren Scapulafortsatze verbunden. Berücksichtigt man, daß sich dieser Scapulafortsatz an derselben Stelle befindet, wo bei *Clupea* der ganze proximale Abschnitt des Mesocoracoids der Scapula angegliedert ist, so kann man auf Grund der zweifellosen Homologie dieser Bildungen den Schluß ziehen, daß der Mesocoracoidfortsatz bei *Salmo* nichts andres darstellt als einen Scapulafortsatz, der sich sekundär dem Coracoid angeheftet hat. Der distale Teil des Mesocoracoids liegt bei *Salmo* am Cleithrum, gibt jedoch einen schmalen Fortsatz ab, der dem vorderen Rande der Scapula etwas oberhalb der Scapularöffnung angegliedert ist. Eine endgültige Beantwortung der Frage über den Charakter des Mesocoracoids und seine primären Beziehungen zu Scapula und Coracoideum bei *Salmo* kann nur das genaue Studium der Entwicklung dieser Bildung geben; diesbezügliche Untersuchungen werden gegenwärtig in dem zoologischen Institut der St. Petersburger Universität vorgenommen. Nach Gegenbaur soll das Mesocoracoid (von ihm »Spangenstück« genannt) dem knorpeligen Bogen über der Scapularöffnung bei den Ganoidei homolog sein; inwiefern eine solche Homologisierung richtig ist, wage ich nicht zu entscheiden, denn es wäre allzu gewagt, sich in einer so wichtigen Frage auf Abbildungen allein zu verlassen.

Ist nun das Mesocoracoid eine neuere Bildung, oder sind die Arten, bei welchen es vorhanden ist ursprünglicher? Wenn der obenerwähnte Standpunkt von Gegenbaur hinsichtlich der Homologie dieser Bildung richtig ist, so müssen die Teleostei mit Mesocoracoid die ursprünglichsten sein. Und in der Tat werden die Familien der Salmonidae und Clupeidae, wie auch die ganze Unterordnung der Malacopterygii überhaupt zu den ältesten gerechnet. Der Umstand, daß das Mesocoracoid bei den Apodes (z. B. bei *Anguilla*), welche ebenfalls sehr alt zu sein scheinen, fehlt, kann vielleicht durch die allgemeine Rückbildung ihrer paarigen Gliedmaßen erklärt werden. Dagegen ist bei dem in bezug auf den Bau der Brustflossen sehr nahestehenden *Gymnotus* ein Mesocoracoid vorhanden, wie dies von Sagemehl beschrieben worden ist (von ihm »Spangenstück« genannt). So steht es mit der Entwicklung der primären knorpeligen Elemente des Schultergürtels bei den Teleostiern. Sehen wir jetzt, welches ihr weiteres Schicksal ist. Mit Ausnahme des sich rückbildenden Postcoracoidfortsatzes sind alle übrigen knorpeligen Elemente einer perichondralen Verknöcherung unterworfen. Diese Verknöcherung beginnt gewöhnlich im Bereich der Scapularöffnung und breitet sich auf die Scapula und das Coracoideum aus, welchem Umstand HALLER eine große phylogenetische Bedeutung beilegt; diese Ausbreitungsweise des Verknöcherungsprozesses soll nach HALLER ein Beweis dafür sein, daß die Scapula dem Schultergürtel fremd sei und früher zur freien Flosse gehört habe. Bei den verschiedenen Vertretern der Teleostei ist das Gebiet der Ersetzung des primären knorpeligen Gewebes durch Knochengewebe recht mannigfaltig. Bei *Anguilla* (Fig. 24) haben wir bloß je eine kleine Verknöcherung für Scapula und Coracoideum; bei *Exocoetus* dagegen bemerken wir im Bereich des Präcoracoidfortsatzes ein sehr umfangreiches Verknöcherungsgebiet, das wahrscheinlich zum Anheften der kräftigen Muskeln der Brustflosse nötig ist. Bei *Ammodytes* entsprechen die definitiven knöchernen Scapula und Coracoideum fast vollkommen den primären knorpeligen Elementen (Fig. 22). Von den sekundären Elementen bindegewebigen Ursprunges, welche an der Bildung des definitiven Schultergürtels beteiligt sind, lenkt vor allem das in der Regel stark entwickelte Cleithrum (= Clavicula bei andern Autoren) unsre Aufmerksamkeit auf sich; daß dasselbe dem primären Schultergürtel fremd ist, erkannten schon RATHKE, VOGT und METTENHEIMER. Das Cleithrum ist das beständigste sekundäre Element, und sogar bei solchen Arten vorhanden, welche die äußere freie Flosse eingebüßt haben, wie z. B. *Symbranchus*. In Bindegewebe auf Kosten der Osteoblasten entstanden, nimmt das Cleithrum bei verschiedenen Vertretern der Teleostei eine ziemlich verschiedenartige Gestalt an, wobei seine beiden unteren Enden einander meist in der Medianlinie, auf der ventralen Seite, begegnen; sie sind durch eine Naht miteinander verbunden und dienen der ganzen Flosse als Stütze; an diese Naht treten manchmal auch die Präcoracoidfortsätze heran (Fig. 25[1], 22).

Im Gebiete des Cleithrum entwickeln sich im Bindegewebe auch noch einige andre Elemente. Das bei den Teleostiern am häufigsten vorkommende Element ist das Postcleithrum (Textfig. 8), welchem eine ziemlich wesentliche systematische Bedeutung zukommt. So fehlt dasselbe z. B. nach BERG in der Familie der Cottidae bei den Gattungen *Batrachocottus*, *Procottus*, *Asprocottus*, *Abyssocottus*, *Limno-*

---

[1] loc. cit.

cottus, während es bei *Cottus* und einigen andern vorhanden ist. In einigen Fällen, wie z. B. bei *Fistularia*, *Aulostomus* u. a. erreicht das Postcleithrum (nach STARKS) eine riesige Größe, oder es kann aus zwei (bei *Channa*, nach PARKER) oder sogar aus drei (bei *Clupea*, nach PARKER) kleinen Knochen bestehen.

Infolge der Unbeständigkeit des Postcleithrum, selbst innerhalb der Grenzen einer und derselben Familie, kann dasselbe wohl kaum eine wichtige phylogenetische Bedeutung besitzen. HAMBURGER meint daher mit Unrecht, daß »seine (des Postcleithrum) morphologische Untersuchung neues Licht für die Ableitung der Knochen des Schulterbogens bringen würde«.

Was die übrigen Knochenelemente betrifft, welche im Gebiete des Cleithrum entstehen, wie z. B. das Intercleithrum anterius und posterius, Infracleithrum, Cleithroid, so bieten sie uns noch weniger Interesse, da sie in einer und derselben Familie bei einigen Vertretern vorhanden sind, bei andern dagegen fehlen.

Es ist klar, daß diese Elemente das Resultat schon höher spezialisierter Anpassungen sind. So beschrieb z. B. PARKER bei *Cottus bubalis* eine Interclavicula posterior und anterior, während BERG bei *Procottus* dagegen bloß eine Interclavicula posterior fand. Nur bei *Lucioperca* ist von HALLER ein kleiner Knochen, das Cleithroid, beschrieben worden, und von SWINNERTON bei *Gasterosteus* das Infracleithrum, welches vielleicht der Interclavicula anterior von PARKER homolog sein dürfte. Allen diesen cleithralen Elementen schreibe ich keine besonders wichtige phylogenetische Bedeutung zu, aus welchem Grunde ich sie nicht immer auf meinen Abbildungen dargestellt habe.

Endlich sind noch einige sekundäre Knochenelemente zu besprechen, welche für den Schultergürtel als Suspensionsapparat dienen. In seiner komplizierten Form ist dieser Apparat aus drei Knochen zusammengesetzt: dem Supracleithrum, Posttemporale und Supratemporale (siehe Textfig. 8). Der letztere Knochen, der in dem Schädel zwischen Squamosum (= Pteroticum = Petrosum) und Paroccipitale eingeschoben ist, fehlt bei den meisten Teleostiern. SIEBENROCK hat ihn nur für *Arius*, *Hyodon* und *Naseus* beschrieben. Die für gewöhnlich vertretenen Elemente sind das Supracleithrum und Posttemporale. Jedoch auch sie können fehlen, und zwar entweder beide gleichzeitig, was bis jetzt nur für *Nettastoma*, *Callichthys*, *Plecostomus* und *Loricaria* (nach SIEBENROCK) beschrieben worden ist, oder aber es fehlt nur das eine von ihnen; bei *Conger*, *Muraena*, *Muraenesox*, *Mastacembelus*, *Tetrodon*, fehlt nach SIEBENROCK das Posttemporale, bei den meisten Siluridae, bei *Pegasus*, *Hippocampus*, *Orthagoriscus*, *Ausonia*, *Dactylopterus* dagegen fehlt das Supracleithrum. Mit dieser Übersicht wollen wir die allgemeine Charakteristik der Entwicklung und der definitiven Struktur des Schultergürtels bei verschiedenen Vertretern der Teleostei beschließen und nunmehr zur freien Flosse übergehen.

In den Skeletelementen der freien Flosse haben wir ebenfalls primäre knorpelige Elemente, welche sich aus dem distalen Teile der gemeinsamen primären Skeletplatte differenzieren. Gewöhnlich sind sie durch zwei Reihen von Radialelementen vertreten, zu welchen in einigen Fällen noch eine dritte Reihe hinzutritt. Vom phylogenetischen Standpunkt betrachtet, bietet das größte Interesse die erste, proximale Reihe von größeren Radialia, die von manchen Autoren (Gegenbaur, Swirski, Pychlau) für die pterygialen Elemente der Selachier gehalten werden.

Die Entwicklung und Topographie dieser Reihe von Radialia habe ich mit besonderer Aufmerksamkeit studiert und kann jetzt folgende Schlüsse hierüber ziehen: Die meisten der gegenwärtig lebenden Teleostei besitzen fünf proximale Radialia (= Basalia der andern Autoren), von welchen das erste, vordere, als Stütze des vorderen, gewöhnlich stark entwickelten Randstrahles dient. Dementsprechend sieht man, daß dieses erste Radiale bei verschiedenen Vertretern der Teleostei mehr oder weniger von dem Randstrahl verdrängt wird. Nach Pychlau soll dieses vordere Radiale bei *Barbus* noch nicht beträchtlich in die Basis des Randstrahles hereingezogen sein, bei *Salmo* schon mehr und bei *Silurus* völlig. Die verschiedenen Beziehungen dieses vorderen Radiale zum Randstrahl sind auch auf meinen Präparaten (Fig. 22, 24, 27, 31) zu erkennen; es bildet gewöhnlich den Anfang der zweiten distalen Reihe kleinerer Radialia, allein aus der Ontogenie geht hervor, daß dasselbe in der proximalen Reihe entstanden ist (Fig. 23, 26).

Es versteht sich von selbst, daß in jenen Fällen, wo der Randstrahl nicht mächtig genug ausgesprochen ist, das vordere Radiale seine Individualität beibehält, so z. B. bei *Gobius* (Fig. 18). Es ist von Interesse, daß wir ganz ähnliche Verhältnisse auch bei den Ganoiden antreffen. Nach Gegenbaur ist das erste Radiale, das »Mesopterygium« nach seiner Terminologie, bei *Polyodon* noch ganz frei, bei *Acipenser* bereits in den Randstrahl hineingezogen, bei *Amia* und *Lepidosteus* dagegen schon völlig von dem Randstrahl aufgenommen.

Von der Zahl der fünf proximalen Radialia, welche durch sekundäre Änderungen maskiert werden kann — einen solchen Fall habe ich oben bei *Exocoetus* beschrieben —, sehen wir einige Abweichungen nach beiden Richtungen. Der Fall, wo die Anzahl proximaler Radialia geringer ist, tritt bei den Teleostiern sehr häufig auf, und man kann eine ganze Skala zusammenstellen, in welcher das Endglied bis auf ein Radiale herabgeht. Wenn man das Element, welches den Randstrahl stützt, für das erste Radiale der ersten Ordnung ansieht, so erhalten wir fünf Radialia bei *Salmo*, *Ammodytes*, *Esox*, *Ostracion*, *Tetrodon* u. a. m.; vier Radialia finden wir bei *Gobius*, *Peristedion*, *Trigla*, *Hemitripterus*, *Cottus*, *Gasterosteus* u. a. m.

Auf Grund der in der einschlägigen Literatur enthaltenen Abbildungen finden sich drei Radialia bei *Percophis*, *Trachinus*, *Scorpaenichthys*, *Sebastes* usw. Endlich erkenne ich bei *Podateles*, nach der Abbildung in der »Cambridge Natural History« (Boulenger 1904) nur ein Radiale.

Diese ganze Reihe weist zweifellos auf ein Bestreben hin, welches den Brustflossen bei den Teleostei innewohnt, die Zahl der Radialelemente zu reduzieren. Dies wird noch deutlicher, wenn man berücksichtigt, daß bei einigen alten Formen die Zahl der Radialia eine beträchtlichere ist.

Die größte Anzahl von Radialien, und zwar acht, finden wir bei *Anguilla* (Fig. 23 u. 24). Ihrer ganzen Struktur nach weist diese Art einen primitiven Charakter auf, weshalb der großen Anzahl von Radialia eine phylogenetische Bedeutung zukommt. Acht Radialia erster Ordnung sehen wir auch bei einer andern primitiven Form, und zwar bei *Gymnotus* nach Sagemehl. Ferner habe ich bei *Clupea* sechs proximale Radialia festgestellt, und dies dient ebenfalls zur Bestätigung meines Standpunktes, wenn man den ursprünglichen Charakter der ganzen Familie der Clupeidae berücksichtigt. Daß bei den Ahnen der Teleostei eine größere Anzahl von proximalen Radialia vorhanden war, beweisen, meiner Ansicht nach, die Fälle der Abweichungen vom normalen Entwicklungstypus bei *Salmo*. Und in der Tat sehen wir in der Fig. 25, 26 eine Tendenz zum Bilden einer größeren Anzahl von Radialia, eine meiner Auffassung nach atavistische Erscheinung, auf der Fig. 27 dagegen eine Tendenz, auch das fünfte Radiale durch Verschmelzung mit dem vierten zurückzubilden (ein Fall von progonistischem Charakter). Es ist von Interesse, daß eine ähnliche Spaltung des fünften Radiale, wie sie auf der Fig. 26 zu sehen ist, nur in einem noch stärkeren Grade, durch Swirski bei *Esox* beobachtet wurde, so daß meine Beobachtungen nicht allein dastehen. Die Reduktion eines Radiale, und zwar des vordersten, ist bei *Exocoetus* in sehr schöner Weise ausgeprägt, wo dasselbe mit der Scapula verschmolzen ist und nur ontogenetisch auftritt (Fig. 24[1]—26[1] u. Fig. 28).

Eine Bestätigung dieser Ansicht bietet in gewissem Maße auch das Studium der distalen Reihe der Radialia. Obgleich die letzteren bei einigen Teleostiern, z. B. bei *Exocoetus*, fehlen, so weist doch ihr Vorhandensein einen primären Charakter auf, da sie den Vertretern der ältesten Gruppen der Teleostei eigen sind. Sie entwickeln sich aus dem äußersten distalen Rande der gemeinsamen Skeletplatte, wobei ihre Anzahl stark variieren kann. Nach SWINNERTON sollen jedem proximalen Radiale bei *Salmo* je zwei distale Radialia entsprechen. Wie dies aber aus meinen Abbildungen (Fig. 25, 26 u. 27 und auf der Textfig. 6) hervorgeht, entspricht diese Angabe nicht der Wirklichkeit.

Analysieren wir nunmehr die distale Reihe bei verschiedenen Vertretern. Bei *Salmo* verschmilzt meiner Ansicht nach das erste Radiale der distalen Reihe (*r'*) mit dem vorderen Radiale der proximalen Reihe (*R'*) und dient als bewegliches Gelenk mit dem zweiten Radiale der distalen Reihe, wie dies auf den Abbildungen 25—27 und der Textfig. 6, S. 610 zu sehen ist. Ähnliche Verhältnisse beschreibt SWIRSKI hinsichtlich *Esox*. In einigen Fällen kommen bei *Salmo* tatsächlich je zwei Radialia der distalen Reihe auf ein Radiale der proximalen Reihe (Fig. 25 u. 26), jedoch schon auf der Abbildung 27 und der Textfig. 6 sehen wir Abweichungen von diesen Verhältnissen und ein Vorherrschen der distalen Radialia.

Außerdem fällt auf der Fig. 25 noch der Umstand auf, daß zwei überzählige Radialia der distalen Reihe einem überzähligen Radiale der proximalen Reihe entsprechen, wodurch meine Voraussetzung hinsichtlich des atavistischen Charakters im angeführten Falle bestätigt wird. Bei *Clupea* (Fig. 31) bemerken wir ebenfalls ein Verwachsen des ersten Radiale der distalen Reihe mit dem vorderen Radiale der proximalen Reihe. Jedem proximalen Radiale entspricht hier je ein distales, wobei ein distales Element überzählig ist, d. h. es findet kein ihm entsprechendes proximales Element.

Bei *Clupea* haben wir ferner nach außen noch eine Reihe von knorpeligen Elementen, welche demnach eine dritte Reihe von Radialelementen bilden. Diese Erscheinung ist von ganz besonderem Interesse, aber bis jetzt nicht genügend berücksichtigt worden. Es handelt sich nämlich darum, daß dieses Verhalten nicht allein dasteht. In der Literatur finden sich bei SWIRSKI Hinweise darauf, daß *Esox* außer den zwölf Knorpelelementen der distalen Reihe zwischen dieser letzteren und der proximalen Reihe noch einige Knorpelelemente [illegible] d. h. eine Zwischenreihe besitzt. Die Spalten des fünften proximalen Radiale bei *Esox* und die ontogenetische Entstehung der zwölf distalen Radialia, von welchen das neunte, elfte und zwölfte später nach Swirski degenerieren, weisen, wie mir scheint, darauf hin, daß *Esox* früher sechs proximale Radialia besessen hat, wie dies jetzt noch bei *Clupea* der Fall ist; ebenso verhielt sich die Sache wahrscheinlich auch bei *Salmo*.

---

[1] loc. cit.

Auch im Skelet von *Anguilla* finde ich Anzeichen, welche darauf hinweisen, daß früher noch eine dritte Reihe von Radialelementen existiert hat; auf der Fig. 24 sieht man, daß bei *Anguilla* auf derselben Stelle wie bei *Esox* über dem sechsten und siebenten proximalen Radiale ein Knorpelelement liegt. Das Vorhandensein einer dritten Reihe von Radialia bei andern Vertretern der Teleostei ist auch aus der Arbeit von Gegenbaur (1865) deutlich zu ersehen, wo auf den Fig. 8 u. 9, Taf. VIII, welche das Skelet der freien Brustflosse der Welse *Silurus glanis* und *Pimelodus atrarius* darstellen, drei Reihen von Radialelementen zu bemerken sind. Ich möchte den Umstand ganz besonders betonen, daß fast alle diese Fälle einer dreifachen Reihe von Radialelementen bei so alten Arten wie *Clupea*, *Anguilla*, *Silurus*, *Pimelodus* vorkommen.

Die Übersicht der Radialelemente bei verschiedenen Vertretern der Teleostei führt mich zu der Schlußfolgerung, daß deren Ahnen eine dreifache Reihe besessen haben, wobei die erste proximale Reihe mehr als fünf Radialia zählte; die geringe Anzahl von Radialien ist demnach das Ergebnis einer Reduktion.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir in der Gruppe der Ganoiden und sogar in derjenigen der Selachier. *Polyodon* besitzt in der Brustflosse nach Rabl vier proximale Radialia, wobei das letzte derselben dichotomisch geteilt ist, d. h. offenbar (von meinem Standpunkt aus betrachtet) aus zwei Radialia hervorgegangen ist. Nach Gegenbaur besitzen *Acipenser ruthenus* und *Sturio* je fünf Radialia (nach Salensky hat *Acipenser ruthenus* deren sechs), *Scaphirhynchus* je sechs. Nach den Abbildungen von Gegenbaur besitzt *Amia calva* sieben Radialia!

Daß eine größere Anzahl von Radialelementen der proximalen Reihe gewöhnlich von einem mehr primitiven Charakter zeugt, sieht man daraus, daß wir unter den Haifischen die größte Anzahl derselben (26—27) in den Brustflossen einer so primitiven Art, wie es *Heptanchus* ist, finden.

Mollier (1893) spricht sich ebenfalls dafür aus, daß eine größere Anzahl von Radialia das Merkmal eines ursprünglicheren Charakters sei, da an ihrer Bildung eine größere Anzahl von Somiten teilgenommen hat. Was die Anzahl von Reihen radialer Elemente anbelangt, so finden wir bei den Ganoiden nach **Gegenbaurs** Abbildungen zwei Reihen bei *Amia* und *Lepidosteus*, drei Reihen bei *Polyodon* und *Acipenser* (bei *Acipenser sturio* ist sogar eine vierte Reihe zu bemerken). Bei den Selachiern schwankt die Anzahl der Reihen radialer Elemente außer den pterygialen ebenfalls, und zwar bei *Scymnus* und *Galecus* von eins bis drei, während sie bei *Hexanchus* sieben erreicht. Da ich die proximale Reihe radialer Elemente bei den Teleostei für die gewöhnlichen Radialia halte, so kann ich mich nicht mit dem Standpunkte von **Gegenbaur**, **Swirski**, **Pychlau** und andrer Autoren einverstanden erklären, welche in ihnen die pterygialen Elemente der Selachier erblicken. **Gegenbaur** (1865) hält das vordere Radiale für das Mesopterygium, und das hintere für das Metapterygium (z. B. bei *Silurus*). **Swirski** (1880) erblickt das Propterygium im zweiten und dritten Radiale, und das Metapterygium im vierten Radiale (z. B. bei *Esox*). **Pychlau** (1908) beweist, daß das Propterygium bei *Salmo*, *Barbus* u. a. durch das vordere Radiale, welches in den Randstrahl hereingezogen wird, ausgedrückt ist. Nachforschungen nach pterygialen Elementen im Gebiete der Radialia bei den Teleostei werden kaum bessere Resultate ergeben, als sie schon bis jetzt gegeben haben; keine einzige von den vorgeschlagenen Kombinationen wird durch genügendes faktisches Material bestätigt.

Nach **Haller** (1906) liegt einige Veranlassung vor, das eine von den pterygialen Elementen (wahrscheinlich das Metapterygium) in einer knorpeligen Bildung zu suchen, die man gewöhnlich als Scapula bezeichnet. Diese Anschauung stützt sich vor allem auf die Beziehungen, welche zwischen dem Schultergürtel und den proximalen Radialia bestehen.

Haller weist darauf hin, daß alle fünf proximalen Radialia bei *Salmo* auf der Scapula sitzen, bei *Gadus aeglefinus* sitzt nur das letzte dieser Radialia auf dem Coracoideum. Sich hierauf stützend, wie auch noch auf einige andre Erwägungen, vermutet **Haller**, daß die sogenannte Scapula dem Schultergürtel fremd ist und zur freien Flosse gehört; schon bei den Ganoiden hat sie sich dem primären Schultergürtel angeschlossen. Auf dem von mir angefertigten Skelet eines erwachsenen *Salmo salar* sitzen die beiden vorderen Radialia auf der Scapula; das dritte liegt in der Gegend der Naht zwischen Scapula und

Coracoideum, obgleich es engere Beziehungen zur Scapula hat; die hinteren zwei Radialia (das vierte und fünfte) sitzen in der Gegend des Coracoideum, obgleich sie von ihm durch den Zwischenknorpel getrennt sind. Was die Beziehungen der proximalen Radialia zur Scapula in der Ontogenie von *Salmo* anbelangt, so kann ich einstweilen nichts Bestimmtes hierüber aussagen (diese Frage wird gegenwärtig von mir bearbeitet). Dafür sind die Beziehungen dieser Elemente bei den Vertretern andrer Teleostei möglichst genau von mir untersucht worden.

Bei *Gobius* (Fig. 18) sitzen alle vier proximalen Radialia zweifellos auf der Scapula. Bei *Clupea* (Fig. 31) sitzen die drei vorderen Radialia auf der Scapula, die zwei hinteren (das fünfte und sechste) auf dem Zwischenknorpel; das vierte sitzt auf der Grenze dieser beiden Gruppen. Jedenfalls berührt bei *Clupea* kein einziges Radiale das Coracoideum. Bei *Ammodytes* (Fig. 22) sitzen die drei vorderen Radialia auf der Scapula, die zwei hinteren auf dem Knorpel, welcher die Scapula von dem Coracoideum trennt. Besonders interessant sind diese Beziehungen bei *Exocoetus*. Im definitiven Zustande sitzt das zweite und das dritte Radiale auf der Scapula, das vierte und fünfte auf dem Coracoideum. Aus der Entwicklung dieser Art kann man ganz genau feststellen, daß fast alle Radialia in der Gegend der Scapula angelegt werden; nur das allerletzte (fünfte) Radiale liegt in der Gegend des Zwischenknorpels (Fig. 25[1]). Die proximalen Radialia gehören demnach offenbar der scapularen Region an und werden erst später auf das Coracoideum verlagert. Bei den jetzt lebenden Vertretern der Teleostei sehen wir verschiedene Stufen dieser Verschiebung. In einigen Fällen sitzen fast alle Radialia noch auf der Scapula (*Gobius*, *Clupea*, *Zeus faber* u. a.); bisweilen sitzt ein Radiale auf dem Coracoideum (*Gasterosteus*, *Mullus*, *Aulorhynchus*), bisweilen deren zwei (*Trigla*, *Trachinus*, *Percophis*, *Sebastes*), oder sogar drei (nach Starks Abbildung bei *Fistularia*).

Es ist wohl möglich, daß infolge des Studiums dieser Beziehungen an fast ausschließlich erwachsenen Exemplaren, die angeführten Beispiele in einigen Fällen nicht der Wirklichkeit entsprechen, d. h. daß die Verschiebung der Radialia auf das Coracoideum noch seltener ist, als in den obenerwähnten Fällen. Die Lage der Radialia bei *Anguilla*, bei welcher dieselben alle auf dem Zwischenknorpel sitzen, bietet uns eine ziemlich eigentümliche Abweichung dar und wird erst dann ganz verständlich werden, nachdem die entsprechenden Entwicklungsstadien erforscht sein werden. Man wird übrigens den Verhältnissen bei *Anguilla*, wie mir scheint, durch jene Fälle nähertreten können, welche Gegenbaur für *Peristedion*, *Trigla* und *Hemitripterus* (Fig. 6, 7, 8, Taf. VII) beschrieben hat. Wenn also die proximalen Radialia wirklich dem Gebiete der sogenannten Scapula angehören, so gewinnt Hallers Anschauung, wonach die letztere mit dem Metapterygium homolog ist, an Wahrscheinlichkeit. Wenn der Beweis hierfür gelingen würde, so dürfte es, wie mir scheint, nicht schwer sein, auch die Homologie andrer Knorpelelemente festzustellen.

---

[1] loc. cit.

Besonders rätselhaft ist der Postcoracoidfortsatz, der ontogenetisch rasch eine riesige Größe erreicht und hierauf ebenso rasch reduziert wird. Swinnerton hält diesen Fortsatz für das Metapterygium. Jedoch die von ihm angeführten Beweise sind nur wenig überzeugend, und die völlige Isoliertheit des Postcoracoidfortsatzes von den Radialelementen schließt die Richtigkeit einer solchen Auslegung völlig aus. Wählen wir nunmehr das deutlichste Beispiel aller gegenseitigen Beziehungen in den primären Skeletelementen des Schultergürtels und der Brustflosse bei den Teleostei, wofür ich *Clupea* (Fig. 30) ansehe, und sehen die sogenannte Scapula für das Metapterygium an, so bleibt uns nur der knorpelige Bogen übrig, welcher auf meiner Fig. 30 durch eine punktierte Linie bezeichnet ist, und den man unwillkürlich dem knorpeligen Bogen des Schultergürtels bei den Selachiern wird gleichstellen müssen. In diesem Falle würde man den postcoracoidalen Abschnitt mit dem dorsalen, scapularen Abschnitt des Schulterbogens der Selachier homologisieren müssen, den präcoracoidalen Abschnitt dagegen mit dem ventralen coracoidalen Abschnitt.

Ganz ähnliche Beziehungen erhalten wir, wenn wir eine ebensolche Demarkationslinie auf der Fig. 22[1] bei *Exocoetus* ziehen.

In beiden Fällen müßten wir zugeben, daß bei den Teleostiern der obere, dorsale (scapulare) Teil des knorpeligen Schultergürtels der Selachier rückgebildet wird, während das Metapterygium in der gleichen knorpeligen Platte angelegt wird, wie die Radialia und der ursprüngliche Schultergürtel, und sich nur später zu der sogenannten Scapula differenziert.

Um ganz objektiv zu bleiben, muß ich bemerken, daß ein gewisses Hindernis für eine solche Homologisierung aus dem Umstand erwächst, daß diese Fortsätze bei den Teleostiern topographisch etwas anders angeordnet sind: der Präcoracoidfortsatz ist nach vorn (und nur wenig nach unten), der Postcoracoidfortsatz dagegen nach hinten gerichtet, das heißt, der Unterschied in der Lage dieser Fortsätze und dem Schultergürtel der Selachier beträgt fast 90°. Dieses Hindernis scheint mir jedoch durch die Drehung des Schultergürtels der Teleostei um fast den gleichen Winkel beseitigt zu werden. Die ursprüngliche Basis der ganzen Brustflossenanlage der Teleostier liegt in der Horizontalfläche des ganzen Körpers. Hierauf hebt sich bei fortschreitender Entwicklung der vordere Rand immer mehr nach oben, und im definitiven Zustande liegt die Basallinie der Flosse, d. h. die Linie, in welcher die Flosse am Körper befestigt wird, in den meisten Fällen in einer zur primären Horizontallinie fast vertikalen Ebene. Eine derartige Drehung ist schon früher von HARRISON und einigen andern Autoren beschrieben worden. Die von mir aufgestellte Homologie der primären knorpeligen Elemente des Schultergürtels und der Brustflosse gewinnt hierdurch an Wahrscheinlichkeit. Allerdings können wir uns wegen der nur ungenügenden Bearbeitung der mit der Entwicklung der paarigen Gliedmaßen der Teleostei verbundenen Fragen einstweilen nur in hypothetischer Weise über diesen Gegenstand aussprechen.

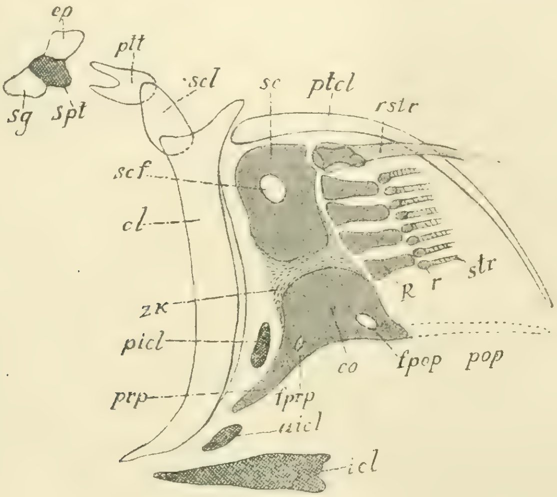
---

[1] loc. cit.

4. Der Bau des Skelettes des Schultergürtels und der Brustflosse bei den Teleostiern.

Auf Grund meiner Untersuchungen über den Bau des Skelettes des Schultergürtels und der Brustflosse bei den Teleostei, wie auch nach ihrer Entwicklung, kann ich nachstehendes allgemeines Bild der Skeletelemente sowie ihrer gegenseitigen Beziehungen geben. Jedenfalls haben wir es hier nur mit einem Schema zu tun, da keine andre Fischgruppe eine solche Mannigfaltigkeit im Bau dieser Organe aufweist, was als eine Folge bis zum höchsten Grade ausgebildeter Anpassung aufzufassen ist. Wir kennen schwimmende, fliegende, kriechende, springende Knochenfische, wobei selbstverständlich alle diese Mannigfaltigkeit der Bewegung vor allem durch den Bau der paarigen Extremitäten ausgedrückt ist. Bald verschwinden einige Elemente, bald erscheinen neue, wobei es in gewissen Fällen zum völligen Verlust der paarigen Flossen kommen kann (*Symbranchus* und einige andre Fische). Außerdem muß man bei dem Studium der Skeletelemente des erwachsenen Individuums immer vor Augen haben, daß diese Elemente nur das Endresultat jenes langen phylogenetischen Weges darstellen, welchen die gegebene Form bzw. die ganze Gruppe durchgemacht hat. Die hier beigefügte Abbildung ist ein Versuch, den Skeletbau des Schultergürtels und der freien Brustflosse bei den Teleostei schematisch darzustellen; dieses Schema enthält nicht nur die gewöhnlichen Hauptbestandelemente, sondern auch einige andre, welche zuweilen bei den Vertretern verschiedener Gruppen der Teleostei vorkommen. Fast alle Bezeichnungen halte ich für relativ.

Provisorisch schließe ich mich der Ansicht von Gegenbaur an, nach welcher es bei den Teleostiern keine echte Clavicula gibt; deswegen bezeichne ich den Knochen, welcher sie ersetzt, als Cleithrum. Um dieses Schema klarer zu machen, muß betont werden, daß der primäre knorpelige Schultergürtel aus der sogenannten Scapula und dem Coracoideum besteht. Das letztere ist gewöhnlich mit zwei Fortsätzen versehen, welche eine wichtige morphologische Bedeutung haben. Der eine von diesen Fortsätzen — der Postcoracoidfortsatz — ist nach hinten gerichtet; er kommt nur im embryonalen Zustande vor, wird sehr rasch rückgebildet und stellt ein provisorisches Organ vor. Der andre — der Präcoracoidfortsatz — ist nach vorn und nach unten gerichtet; er erstreckt sich bis zur median-ventralen Linie, kommt sehr



Textfig. 8.

Schema der Skeletelemente des Schultergürtels und der freien Brustflosse bei den Teleostei. **aicl**, »Anterior interclavicula« nach Parker; *cl*, Cleithrum; *co*, Coracoideum; *ep*, Epioticum; *fpop* und *fprp*, Coracoidöffnungen in der Gegend des Postcoracoidfortsatzes und des Präcoracoidfortsatzes; *icl*, »Infracleithrum« nach Swinnerton; *picl*, »Posterior interclavicula« nach Parker und Berg; *pop*, Postcoracoidfortsatz; *prp*, Präcoracoidfortsatz; *ptcl*, Postcleithrum; *ptt*, Posttemporale; *R*, Radialia der ersten Ordnung (proximalia); *r*, Radialia der zweiten Ordnung (distalia); *rstr*, Randstrahl; *sc*, Scapula; *scf*, Scapularöffnung; *scl*, Supracleithrum; *sg*, Squamosum; *spt*, Supratemporale; *str*, Knochenstrahlen; *zk*, Zwischenknorpel. Die Elemente (*spt*, *picl*, *aicl*, *icl*), welche schraffiert sind, kommen sehr selten vor.

häufig mit dem Fortsatz der andern Seite in Berührung und ist der Herd einer umfangreichen Verknöcherung, welche die Hauptmasse des definitiven Coracoideum bildet. Im Schultergürtel einiger Teleostei (Malacopterygii, Ostariophysi) existiert noch eine interessante primäre Bildung, der sogenannte Proc. mesocoracoideus. Dieselbe bildet über der Scapularöffnung einen knorpeligen Bogen, welcher später verknöchert. Meine Ansicht hinsichtlich dieser Bildung habe ich schon früher geäußert.

Im sekundären definitiven Schultergürtel sehen wir außer der perichondral verknöchernden sogenannten Scapula und dem Coracoideum noch eine Reihe von Knochen, welche im Bindegewebe entstehen. Das festeste und dauerhafteste Element ist das Cleithrum, welches allen Teleostiern zukommt. Andre sekundäre Knochen kommen bei verschiedenen Vertretern der Teleostei bald vor, bald verschwinden sie. Trotzdem befinden sich bei den meisten Teleostiern in einer Reihe mit dem Cleithrum noch zwei kleine Knochen, das Supracleithrum (*scl*) und das Posttemporale (*ptt*). Bei sehr wenigen Teleostiern kommt zu den letzteren noch ein kleiner Knochen hinzu, das Supratemporale (*spt*), welches bereits in den Schädel eingeschoben ist. Außer diesen Knochen können sich im Bereiche des Cleithrum noch einige andre Knochenelemente befinden, welche ebenfalls im Bindegewebe entstehen: das Postcleithrum (*ptcl*), Intercleithrum (= Interclavicula) anterius (*aicl*) und posterius (*picl*), Infracleithrum (*icl*) und Cleithroid. Häufiger als diese Knochen kommt bei den Teleostiern das Postcleithrum vor. Der ganze Raum zwischen der sogenannten Scapula und dem Coracoideum kann auch im definitiven Zustande durch Knorpel ausgefüllt werden, welcher sich in einigen Fällen so stark entwickelt, daß er die Scapula vollkommen vom Coracoideum trennt (*Hemitripterus*) und sogar alle Radialia auf sich nimmt (*Anguilla*). Dies ist das allgemeine Schema für den Bau der Skeletelemente des Schultergürtels und der Brustflossen bei den Teleostei, wie ich es mir vorstelle und wie es aus vergleichend-anatomischen, wie auch ontogenetischen Untersuchungen hervorgeht.

Schluß.

Mein Thema ist gegen meinen Willen umfangreicher geworden, als ich es mir vorgenommen hatte. Je mehr ich mich mit der einschlägigen Literatur befaßte, desto mehr habe ich mich davon überzeugen müssen, wie oft auf Grund vereinzelter Tatsachen, welchen höchstens eine lokale Bedeutung zukommt, ungemein weitgehende Verallgemeinerungen gemacht worden sind, welche die Literatur über die berührten Fragen außerordentlich belasteten, ohne die Lösung der Fragen selbst wesentlich zu fördern. Es genügt, die Zusammenfassung von **Braus** (1906) über die Skeletelemente der paarigen Flossen bei den Fischen durchzusehen, um sich davon zu überzeugen, wie wenig gründlich diese Fragen bis jetzt bearbeitet worden sind. Dabei entsprechen sehr wenige der »Facta«, von denen in der Literatur so viele enthalten sind, in Wirklichkeit dem Wesen der vor sich gehenden Prozesse, worauf auch in der vorliegenden Arbeit des öfteren hingewiesen worden ist. Infolgedessen hielt ich es für wesentlich, in meiner Arbeit die Entwicklung möglichst vieler Vertreter der Teleostei zu berühren, um mit Hilfe des vergleichend-embryologischen Studiums einer ganzen Fischgruppe aus der Masse einzelner Fälle diejenigen Erscheinungen auszuscheiden, welche einen gemeinsamen Charakter tragen und demnach wirklich als Material für weitere Folgerungen dienen können. In bezug auf gewisse Prozesse der Entwicklung der Teleostei glaube ich meine Absicht erreicht zu haben.

Die Entstehung der somatopleuralen Verdickung, durch deren Ausdehnung die Bildung der ectodermalen Falte hervorgerufen wird, das Eindringen der Muskelknospen in diese somatopleurale Anlage und die Beteiligung derselben an der Bildung der Brustflossenmuskulatur, sowie auch die Konzentration der paarigen Flossen bei den Teleostiern, tragen ohne allen Zweifel einen gemeinsamen Charakter, trotz einiger Abweichungen in einzelnen Fällen (z. B. hinsichtlich der Zahl und des Charakters der Muskelknospen usw.). Die Kontinuität der mesodermalen Anlage der vorderen und hinteren Gliedmaßen bei *Lophius* stellt zwar einstweilen einen speziellen Fall dar, der wahrscheinlich durch die eigentümliche Körperform des Tieres bedingt wird, bietet aber bei der Vergleichung mit ähnlichen Anlagen bei den Selachiern nichtsdestoweniger ein ganz besonderes Interesse hinsichtlich der Theorie der metameren Herkunft der Gliedmaßen.

Der eigentliche Differenzierungsprozeß der mesodermalen Anlagen der Brustflosse, wie ich ihn in vorliegender Arbeit beschrieben habe, kommt ohne Zweifel den verschiedensten Vertretern der Knochenfische zu.

In der Entwicklung der Skeletelemente der vorderen Gliedmaßen können wir wiederum den gemeinsamen Charakter einiger Prozesse feststellen, von denen die ungewöhnlich große Ausdehnung und die darauffolgende rasche Rückbildung des Postcoracoidfortsatzes, welchen dem Anscheine nach alle Gruppen der Teleostei besitzen, das größte

Interesse bietet. Ich halte diesen Fortsatz für ein provisorisches Organ, weil es den Vorfahren der Teleostei eigen war und bei ihnen wahrscheinlich eine wichtige funktionelle Bedeutung besaß. Meine Voraussetzung hinsichtlich der Homologie des Postcoracoidfortsatzes mit dem oberen Teile des Schulterbogens bei den Selachiern ist selbstverständlich nur problematisch und bedarf einer weiteren Begründung. Ferner scheint mir aus vielen der angeführten Beispiele deutlich hervorzugehen, daß die Vorfahren der Teleostei eine größere Anzahl proximaler Radialia besessen haben, ebenso eine größere Anzahl von horizontalen Reihen (wahrscheinlich drei), wobei diese Radialelemente vollkommen der Region der sogenannten Scapula angehörten; die Verschiebung derselben in das Bereich des Coracoids ist eine spätere Erscheinung. Zu den Voraussetzungen gehört auch die Homologisierung der sogenannten Scapula mit dem Metapterygium der Selachier. Wenn es gelingen sollte, diese Homologie endgültig zu beweisen, dann würde auch die weiter oben von mir ausgesprochene Ansicht hinsichtlich der Homologie des ganzen Coracoidabschnittes (mit seinen Prä- und Postcoracoidfortsätzen) im Schultergürtel der Teleostier (wie bei *Clupea*) mit dem Schulterbogen der Selachier, vollkommen überzeugend erscheinen. Bei einer solchen Auslegung des Postcoracoidfortsatzes und der sogenannten Scapula müßten wir zu dem Schluß gelangen, daß bei den Teleostiern zunächst das Basipterygium entsteht und aus diesem erst der Schultergürtel hervorgeht, d. h. das Coracoideum mit seinen Fortsätzen.

Wegen der Schwierigkeiten in der Beschaffung des nötigen vergleichend-embryologischen Materials bleiben viele Einzelheiten der untersuchten Erscheinungen auch für mich noch nicht genügend aufgeklärt.

Ich will hier noch eine Frage berühren, auf welche ich schon früher hingewiesen habe, und zwar die Frage, inwiefern bei der Entwicklung der paarigen Gliedmaßen der Teleostei die vorausgesetzte Metamerie ihrer Entstehung zum Ausdruck gelangt. Selbstverständlich wird man das allgemeine Problem von der Herkunft der paarigen Gliedmaßen der Wirbeltiere nicht auf Grund der jüngsten und am weitesten spezialisierten Gruppe der Teleostier lösen können, und doch ist der metamere Charakter, der Grundbestandteil in den Brustflossenanlagen der Teleostei, ein ganz auffallender.

In allen angeführten Fällen entsprechen den in die Brustflossenanlage eindringenden Muskelknospen in gleicher Anzahl auch die Spinalnerven (Fig. 32 und Textfig. 3). In derselben Anzahl sind gewöhnlich auch die Radialelemente der proximalen Reihe vorhanden. So habe ich bei *Exocoetus* fünf Muskelknospen, fünf Spinalnerven und fünf proximale Radialia festgestellt; ebenso verhält es sich wahrscheinlich auch bei *Salmo*. Bei *Cyclopterus* sollen sich nach Guitel in den Anlagen der gleichen Organe vier Muskelknospen[1], vier Spinalnerven und vier proximale Radialia befinden.

Wenn wir zu andern Fischgruppen übergehen, so sehen wir ganz ähnliche Verhältnisse bei den Ganoidei, wo sich nach Mollier in der Brustflossenanlage des Störs je fünf Muskelknospen, Spinalnerven und Radialia befinden; bei dem Sterlet befinden sich nach Salensky dieselben Elemente in der Anzahl von sechs Stück. Wiedersheim findet in der Bauchflossenanlage der Störs sogar sieben bis acht Muskelknospen und die entsprechende Anzahl von Radialelementen (sieben). Sogar in bezug auf die Reptilien spricht sich Sewertzow (1908) in ganz bestimmter Weise dafür aus, daß bei *Ascalabotes* »die ersten Anlagen der Muskulatur und der Nerven der Extremität metamer angeordnet sind« (S. 103). Es muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß einige Autoren die Anzahl der radialen Skeletelemente für eine sekundäre Erscheinung halten (Harrison), welche keinerlei Beziehungen zur primären Metamerie des Körpers haben soll. Gegen den metameren Charakter der Anlagen der paarigen Extremitäten hat sich in der letzten Zeit Braus besonders heftig ausgesprochen, welcher die durch Rabl und Mollier für die Selachier gegebene Formel der Radialelemente widerlegen zu können glaubte. Indessen hat unlängst auch Goodrich (1906) den Nachweis dafür geliefert, daß sich die paarigen Flossen von *Scyllium canicula* ganz identisch mit dessen unpaaren Flossen entwickeln, und daß ihre ganze Entwicklung durchaus die Seitenfaltentheorie bestätigt. Jeder von den M. radiales bei *Scyllium canicula* ist mit einem Nerv versehen, welcher sich auf dasselbe Myotom bezieht. Alle Flossen bleiben während der ganzen Entwicklungsperiode auf ihrer ursprünglichen Stelle, und ihre scheinbare Verschiebung wird durch die Konzentration bedingt, welche in der einen Richtung stärker wirkt als in der andern.

Endlich erschien gerade jetzt die vorzügliche Arbeit von E. Müller (1909), in welcher der metamere Bau und die metamere Entstehung der paarigen Flossen bei den Selachiern (*Spinax*, *Acanthias*, *Raja*) mit vollkommener Klarheit bewiesen werden. Besonders wichtig ist der Umstand, daß es dem Verfasser auf Grund anatomischer Untersuchungen zu beweisen gelang, daß die N. pterygiales nichts andres darstellen, als eine unmittelbare Fortsetzung der Spinalnerven, wobei den Nervengeflechten keine so große Bedeutung zukommt, wie sie ihnen von Braus und andern Anhängern der Archipterygiumtheorie zugeschrieben wurde; dies ergibt sich aus der von Müller vorgenommenen Analyse der Nervengeflechte mit völliger Klarheit. E. Müller hat auch die Bedeutung der von Rabl-Mollier ausgesprochenen Formel, d. h. die vollkommene Übereinstimmung der radialen Skeletelemente mit den Muskelknospen und Spinalnerven, wieder zur Geltung gebracht.

---

[1] Guitel beschreibt eigentlich das Eindringen bloß dreier Muskelknospen in die Brustflosse; es scheint mir jedoch aus seiner Beschreibung und seinen Abbildungen hervorzugehen, daß auch die Elemente der vierten, d. h. der vom sechsten Myotom abgehenden Muskelknospe, an der Bildung der Brustflossenmuskeln beteiligt sind.

Die metamere Herkunft der paarigen Extremitäten kann demnach nunmehr als sicher begründet angesehen werden. Was jedoch die Gegner der metameren Herkunft der Anlage der paarigen Gliedmaßen auch einwenden mögen, so ist die letztere doch so klar ausgedrückt, daß diese Lehre durch einige, meiner Ansicht nach sekundäre Erscheinungen nicht erschüttert werden kann. Und in der Tat, wenn man diejenigen Metamorphosen ins Auge faßt, welche die paarigen Extremitäten der Fische dank der Anpassung und Spezialisierung durchgemacht haben oder noch jetzt durchmachen müssen, so wird man naturgemäß erwarten können, daß sich sekundäre Erscheinungen in die primären hereindrängen und dieselben dabei bisweilen beträchtlich zurückdrängen. Ohne auf die Gegenbaursche Theorie hinsichtlich des Archipterygiums näher einzugehen, möchte ich nur noch auf die Frage hinsichtlich der Pterygialelemente hinweisen, welchen man gewöhnlich so große Bedeutung zuschreibt. Aus den Abbildungen Taf. IX der bekannten Arbeit von Gegenbaur (1865) folgt meiner Ansicht nach, daß Pro-, Meso- und Metapterygium nichts andres sind, als das Produkt einer Verschmelzung der ursprünglichen Radialelemente. Einzelne Stadien der Verschmelzung dieser Elemente in größere knorpelige Stücke kann man hier an verschiedenen Beispielen beobachten. Besonders auffallend wird dies, wenn wir von den Skeletelementen von *Scymnus* (Fig. 9) zu denen von *Heterodontus* (Fig. 3) und *Chimaera* (Fig. 15) übergehen. Bei *Scymnus* verschmelzen die Elemente der ersten Reihe nur an einigen Stellen, bei *Heterodontus* geht diese Verschmelzung in gerader und querer Richtung auf andre Gruppen von Elementen über, und bei *Chimaera* endlich sehen wir, daß das Mesopterygium mit großen knorpeligen Stücken, welche ohne jeden Zweifel ein Produkt der Verschmelzung radialer Elemente sind, in einer Reihe liegt.

Als den primären Skelettypus der Brustflosse kann man demnach freie stabartige knorpelige Elemente[1] ansehen, welche sich später zu größeren Stücken vereinigten; unter ihnen sind in der Tat diejenigen die beständigsten, welche GEGENBAUR als Pro-, Meso- und Metapterygium bezeichnet hat.

Die Frage hinsichtlich der Herkunft der Teleostei hier zu berühren, halte ich für verfrüht, da keine solchen vergleichend-embryologischen Untersuchungen über die Ganoidei (*Amia*, *Lepidosteus*) vorliegen, auf welche man sich mit Gewißheit stützen könnte. Außerdem ist diese Frage durch mehrere Autoren, in der letzten Zeit besonders durch REGAN (1904), von verschiedenen Seiten behandelt worden.

Ich erlaube mir nur auf eine Eigentümlichkeit in der Entwicklung der Brustflosse der Teleostei hinzuweisen, welche bis jetzt in der Literatur noch nicht betont worden ist. Es handelt sich darum, daß die Brustflosse bei den Embryonen der Teleostei (speziell bei *Exocoetus*) in der Weise, wie sie auf der Fig. 29 dargestellt ist, mit Blutgefäßen versehen ist. Ähnliche Blutgefäße, ein craniales (*krbg*) und ein caudales (*kdbg*), welche an der Peripherie der primären knorpeligen Platte einen Bogen mit eigentümlichem Geflecht an der Spitze bilden, hat MOLLIER beim Stör beschrieben, wobei er das Fehlen solcher Gefäße bei den Selachiern betont. Es können demnach diese Blutgefäße ebenfalls als ein Argument zugunsten der verwandtschaftlichen Beziehungen der Teleostei und Ganoidei dienen.

Indem ich meine Arbeit beschließe, fühle ich es, daß viele Fragen noch ungelöst geblieben sind. Jedenfalls scheint mir der Weg, den ich in dieser Arbeit betreten habe — nämlich der Weg der vergleichend-embryologischen Untersuchung primärer Prozesse, sowohl bei der Muskelbildung, als auch bei der Zusammensetzung der Skeletelemente der paarigen Extremitäten der Teleostei — der richtigste und der erfolgreichste zu sein. Eine Homologisierung der definitiven Knochenelemente muß unzweifelhaft zu falschen Schlüssen führen, was denn auch mehrfach der Fall gewesen ist.

Wie tiefgehenden Änderungen die paarigen Extremitäten der Fische unterzogen worden sind, habe ich an vielen Beispielen gezeigt. Infolgedessen ist es ganz klar, daß nur die Homologie der primären Elemente, auf Grund der vergleichend-embryologischen Forschung innerhalb der Grenzen einer Gruppe Licht auf die Phylogenie dieser Organe verbreiten kann.

---

[1] Diese Ansicht ist schon früher von verschiedenen Verfassern geäußert worden.

Nachtrag.

Die vorliegende Arbeit wurde im Frühjahr 1908 beendet und erschien im Mai 1909 in russischer Sprache in den »Travaux de la Société Imp. des Naturalistes de St. Pétersbourg, Vol. XXXIX, livr. 4. Erst nach der Einsendung der Übersetzung dieser Arbeit an die Redaktion der »Zeitschrift für wissensch. Zoologie« las ich in dem 2. Heft der Jenaischen Zeit. für Naturgesch.«, Bd. XLV, d. J. 1909 zwei Aufsätze aus dem Institut von Herrn Prof. Ziegler, welche sich mit den gleichen Fragen beschäftigten, über die ich schon mehrere Jahre arbeite.

In dem einen dieser Aufsätze behandelt E. Brohl von neuem die Frage über die sogenannten Hornfäden und Flossenstrahlen. Im allgemeinen schließen sich seine Beobachtungen denjenigen von Harrison an und widersprechen den Auffassungen nicht, welche in der vorstehenden Arbeit ausgesprochen wurden. Der von Brohl gebrauchte Ausdruck Elastoidinfäden entspricht besser der wahren Natur dieser Bildungen. Es kann meiner Ansicht nach wohl kaum einem Zweifel unterliegen, daß die Flossenstrahlen nicht aus Elastoidinfäden zusammengesetzt werden, sondern selbständig entstehen, infolge der Tätigkeit der umgebenden mesodermalen Zellen. Ich habe nur auf *Exocoetus* hingewiesen, wo dieselben mit ihrer Basis in speziellen mesodermalen Wülsten angelegt werden; letztere sind ihrerseits wiederum Derivate einer somatopleuralen Verdickung, welche kompakte, zugespitzte Massen in dem distalen Abschnitt der Brustflossenanlage bildet.

Was den andern Aufsatz, die Arbeit von R. Vogel, betrifft, so freut es mich sehr, feststellen zu können, daß wir beide, augenscheinlich ganz unabhängig voneinander, zu gleichen Ergebnissen gelangt sind. Der Verfasser hat gleich mir (gegen B. Haller) bei *Trutta fario* eine selbständige Anlage des Cleithrum beobachten können; er weist auch für das Cleithrum die Möglichkeit der Entstehung von Osteoblasten aus dem Ectoderm zurück, und ist geneigt in dem ersten vorderen Radiale ein zusammengesetztes Gebilde zu erkennen. Ich kann mich mit dem Verfasser nur in bezug auf diejenigen seiner Behauptungen nicht einverstanden erklären, welche das Ergebnis einer Einwirkung der Wiedersheimschen Arbeit bilden. Und zwar ist der Verfasser, gleich Wiedersheim, der Ansicht, daß der Proc. posticus eine Neubildung darstellt; überhaupt hat der Verfasser den gegenseitigen

Beziehungen zwischen dem Post- (= Proc. posticus) und dem Präcoracoidfortsatz sowie der Entwicklung des Mesocoracoids (= Spangenstück) nicht die genügende Beachtung gewidmet. Die Abbildung des Schultergürtels von *Anguilla* erinnert an meine Abbildung der gleichen Form, allein nach Vogel beträgt die Zahl der Radialia bis zu elf; unsre Angaben divergieren nur in bezug auf die Deutung der verschiedenen Bestandteile der Brustflossen. Eine genauere Kenntnisnahme der Literatur hätte den Verfasser zweifellos auch zu weitergehenderen Schlußfolgerungen veranlaßt.

Die neuesten Untersuchungen zwingen mich demnach zu keinerlei Änderungen in der vorliegenden Arbeit.

St. Petersburg, am 2. April 1910.

Literaturverzeichnis.

1. A. Agassiz, On the young stages of some osseous Fishes. Part III. Proc. of the amer. Acad. of Arts and Sciences Vol. XVII. 1882.
2. C. v. Baer, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische. Leipzig 1835.
3. G. Bakker, Osteographia piscium, Gadi praesertim aeglefini, comparati cum Lampride guttato. Gromingae 1822.
4. F. M. Balfour, Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
5. — On the development of the sceleton of the paired Fins of Elasmobranchii. Proc. of the Zool. Soc. of London 1881.
6. M. Baudelot, Observations sur la structure et le développement des nageoires des poissons osseux. Archives de zoologie expérim. et générale publ. par de Lacaze Duthiers. T. II. 1872.
7. v. Bemmelen, Über die Herkunft der Extremitäten- und Zungenmuskulatur bei Eidechsen. Anat. Anz. Bd. IV. 1889.
8. L. Berg, Die Cataphracti des Baikalsees. Wissenschaftliche Ergebnisse einer zoologischen Expedition nach dem Baikalsee. St. Petersburg und Berlin 1907.
9. G. Boulenger, Teleostei in Cambridge Natur. Hist. Vol. VII. London 1904.
10. E. R. Boyer, The mesoderm in Teleosts: especially its share in the Formation of the pectoral Fin. Bull. of the Museum of Comp. Zoolog. Harv. Univ. Vol. XXIII. Nr. 2. 1892.
11. H. Braus, Über die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Jen. Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XXIV. 1898.
12. — Beiträge zur Entw. d. Muskulatur u. d. periph. Nervensyst. d. Selachier. Morph. Jahrb. 1899. Bd. XXVII.

13. H. Braus, Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelettes. In O. Hertwigs Handbuch der vergl. und experim. Entwicklung der Wirbeltiere. Bd. III. 1906.

14. — Ist die Bildung des Skelettes von den Muskelanlagen abhängig? Morph. Jahrb. Bd. XXXV. 1906.

15. T. Bridge, The Mesial Fins of Ganoids and Teleosts. Journ. Linn. Soc. (Zool.) Vol. XXV. 1896.

16. — Fishes. The Cambridge Natural History. 1904.

17. C. Bruch, Vergleichende Osteologie des Rheinlachses (S. salar). Mainz 1861.

18. B. Brühl, Anfangsgründe der vergleichenden Anatomie aller Tierklassen. Wien 1847.

19. J. Burgett, On the Structure of the Larval Polypterus. Trans. Zool. Soc. 1902. Vol. XVI.

20. Byrnes, Experimental studies on the development of limb muscles in Amphibia. Journ. of Morph. Vol. XIV. 1898.

*21. J. Cleland, On the Anatomy of the Short Sun-fish (Orthagoriscus). Nat. Hist. Review. Vol. II. 1862.

*22. E. Cope, The homologies of the fins of the Fishes. Americ. Naturalist. Vol. XXIV. May 1908.

23. H. Corning, Über die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. XXII. 1895.

24. Cuvier et Valenciennes, Histoire naturelle des poissons. Paris 1828—1837.

25. K. Derjugin, Über einige Stadien in der Entwicklung von Lophius piscatorius. Travaux de la Société Imp. d. Naturalistes de St. Pétersbourg. Vol. XXXIII. Liv. 4. 1902.

26. — Die Entwicklung der Brustflossen und des Schultergürtels bei Exocoetus volitans. Diese Zeitschr. Bd. XCI. Heft 4. 1908.

27. A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. VI. Die paarigen und unpaarigen Flossen der Selachier. Mitteil. aus d. Zoolog. Stat. zu Neapel. Bd. V. 1884.

28. Duvernoy, Observations pour servir à la connaissance du développement de la poecilie de Surinam (Poecilia surinamensis) communiquées à l'académie des sciences des 15—22 avril 1844.

29. E. Ducret, Contribution à l'étude du développement des membres pairs et impairs des Poissons Téléostéens. Lausanne 1894.

30. M. Erdl, Beschreibung des Skelettes des Gymnarchus niloticus. Abhandl. Akad. Wiss. V. 1848.

31. C. Emery, Fierasfer. Studi intorno alla systematica l'anatomia e la biologia delle specie mediterranee di questo genera. Reale Accademia dei Lincei anno CCLXXVIII 1879—1880.

32. C. Emery und L. Simoni, Recherches sur la ceinture scapulaire des cyprinoides. Arch. ital. de biol. T. VII. 1886.

33. C. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie d. Wirbeltiere. Heft II. 1. Schultergürtel der Wirbeltiere, 2. Brustflosse der Fische. Leipzig 1865.

34. — Clavicula und Cleithrum. Morph. Jahrb. Bd. XXIII. 1895.

35. Th. Gill, On the Homologie of the Shoulder-girdle of the Dipnoans and other Fishes. Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. IV. Vol. 11. 1873.

36. E. Goodrich, Notes on the Development, Structure and Origin of the Median and Paired Fins of Fish. Quart. journ. Microsc. Sc., Vol. L. 1906.

37. E. Göldi, Kopfskelet und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Balistes capriscus und Acipenser ruthenus. Jen. Zeit. Bd. XVII. 1884.

38. F. Guitel, Recherches sur Lepadogasters. Arch. de Zoolog. expér. et génér. 2 Sér. T. VI. 1888.

39. — Recherches sur le développement des nageoires paires du Cyclopterus lumpus L. Arch. d. zool. expérim. Sér. 3. T. IV. 1896.

40. H. Field, Die Vornierenkapsel, ventrale Muskulatur und Extremitätenanlagen bei den Amphibien. Anat. Anz. Bd. IX. 1894.

*41. Filippi de Filippo, Memoria sullo sviluppo del Ghiozzo d'Acqua dolce (Gobius fluviatilis). Milano 1841.

*42. T. Forchhammer, De Blennii vivipari formatione et evolutione observationes. Diss. Inaug. Kiliae 1819.

43. B. Haller, Über den Schultergürtel der Teleostier. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. LXVII. Heft 2.

44. R. Hamburger, Über die paarigen Extremitäten von Squalius, Trigla, Periophthalmus und Lophius. Revue Suisse de Zoologie. T. XII. 1904.

45. R. Harrison, Über d. Entwickl. d. nicht knorpel. vorgebild. Skeletteile in den Flossen der Teleostier. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLII. 1893.

46. — Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XLVI. 1859.

47. Hatschek, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. Verhandl. d. Anat. Gesell. 1889.

48. O. Hertwig, Über das Hautskelet der Fische. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.

49. E. Holmgren, Über die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickl. Bd. LXXI. 1907.

50. — Studien über die stofflichen Veränderungen der quergestreiften Muskelfasern. Skandinav. Archiv f. Physiologie. Bd. XXI. 1908.

51. Humphrey, On the Homological Relations to one another of the Mesial and lateral Fins of osseous Fishes. The Journ. of Anat. and Phys. Vol. V. 1871.

52. H. Jungersen, Ichthyotomical contributions I. The Structure of the genera Amphisile and Centriscus. Vidensk. Selsk. Skr. (7) VI. Kjöbenhaven 1908.

53. S. Kästner, Über die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbeltieren. Arch. f. Anat. und Phys., Anat. Abt. 1892.

54. G. Kerr, The origin of paired limbs of Vertebrates. Rep. 71 Meet. Brit. Assoc. Advanc. Sc. London 1902.

55. Kingsley et Conn, Some observations on the Embryology of the Teleosts. Memoirs of the Boston Society of Natural History. Vol. III. 1883.

56. Klaatsch. Die Brustflosse der Crossopterygier. Ein Beitrag zur Anwendung der Archipterygiumtheorie auf die Gliedmaßen der Landwirbeltiere. Festschr. f. Gegenbaur. Bd. I. Leipzig 1896.

57. J. Kollmann. Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13 bis 35 Urwirbeln. Arch. f. Anat. und Phys., Anat. Abt. 1891.

58. Lereboullet. Recherches d'embryologie comparée sur le développement du broche de la perche et de l'écrevisse. Mém. présentés p. divers savants à l'académie des Sciences. T. XVII. 1852.

59. S. Lo-Bianco, Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitt. aus d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XIII. 1899.

60. H. Lundwall, Über Demonstration embryonaler Knorpelskelette. Anat. Anz. XXV. 1904.

61. — Weiteres über Demonstration embryonaler Skelette. Anat. Anz. XXVII. 1905.

62. Marcusen, Die Familie der Mormyren, eine anatomisch-zoolog. Abhandlung. Mém. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg. VII Sér. T. VII. Nr. 4.

63. F. Maurer, Die Entwicklung des Muskelsystems und der elektrischen Organe. Aus O. Hertwigs Handbuch d. vergl. u. exper. Entwickl. d. Wirbeltiere. Bd. III. 1906.

64. McIntosh and Prince, On the Development and Life-Histories of the Teleostean Food and other Fishes. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XXXV.

65. J. McMurrich, Contributions to the Anatomy of Amiurus. Toronto 1884. Reprint. from Proc. Canad. Inst. Vol. II.

66. J. Meckel, System der vergleichenden Anatomie II. 1. Abt. Halle 1824.

67. C. Mettenheimer, Disquisitiones anatomico-comparativae de membro piscium pectorali. Diss. Inaug. Berol. 1847.

68. G. Mivart, Notes on the Fins of Elasmobranchs. Transact. Zoolog. Soc. London. Vol. X. 1879.

69. K. Möbius, Die Bewegungen der fliegenden Fische durch die Luft. Diese Zeitschr. Bd. XXX. Suppl. 1878.

70. S. Mollier, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Ichthyopterygium. Anat. Hefte von Merkel u. Bonnet. Bd. III. Heft 8. 1893.

71. — II. Das Cheiropterygium. Anat. Hefte von Merkel u. Bonnet. Heft 16. 1895.

72. — Über die Entwicklung der paarigen Flossen des Störs. Anat. Hefte von Merkel u. Bonnet. 1897.

73. E. Müller, Die Brustflosse der Selachier. Anat. Hefte von Merkel u. Bonnet. 118. Heft (Bd. XXXIX. Heft 2). 1909.

74. Oellacher, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Bachforelle. Bericht d. naturw. med. Vereinig. Innsbruck. IX. Jahrg. 1878.

75. R. Owen, On the anatomy of vertebrates. Fishes and Reptiles. Vol. I. London 1866.

76. W. Parker, Monograph on Shoulder Girdle and Sternum. 1868.

77. T. Parker, Studies in New Zealand Ichthyology. On the skeleton of Regalecus argenteus. Trans. Zool. Soc. Vol. XII. 1886.

78. K. Peter, Die Methoden der Rekonstruktion. Jena 1906.

79. E. Prince. Points on the Development of the pectoral Fin and Girdle in Teleosteans. Rep. of the British Association for the Advancement of Science. 1886.

*80. — On the Development of Lophius piscatorius. Edinburgh Fish Report. 1891.

81. W. Pychlau, Untersuchungen an den Brustflossen einiger Teleostier. Jenaische Zeitschr. f. Nat. Bd. XLIII. 1908.

82. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. XV. 1889.

83. — Dasselbe. Fortsetzung. Morph. Jahrb. Bd. XIX. 1899.

84. — Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Diese Zeitschr. Bd. LXX. Heft 3. 1901.

85. H. Rathke. Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Tiere. T. II. Leipzig 1833.

86. C. Regan. The Phylogeny of the Teleostomi. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7. Vol. XIII. 1904.

87. E. Ruge. Die Entwicklungsgeschichte des Skelettes der vorderen Extremität von Spinax niger. Morph. Jahrb. Bd. XXX.

88. J. Ryder. A Contribution to the Embryography of Osseous Fishes with special Reference to the Development of the Cod (Gadus morrhua). Ann. Rep. U. S. Comm. of Fish and Fisheries. 1882.

89. — On the Origin of Heterocercy and the Evolution of the Fins and Finrays of Fishes for 1884–1886. Ann. Rep. U. S. Comm. of Fish and Fisheries.

90. M. Sagemehl. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. Morph. Jahrb. Bd. X. 1885.

91. W. Salensky. Entwicklungsgeschichte des Ichthyopterygium der Ganoiden und Dipnoer. Jahrb. d. Zoolog. Mus. d. K. Akademie d. Wissensch. Bd. III. 1898. (Russisch.)

92. — Entwicklungsgeschichte der unpaaren Flossen bei Acipenseriden. Ibidem. 1899. (Russisch.)

93. J. Schaffer. Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. I. Teil. Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901.

94. E. Schultz, Beobachtungen über umkehrbare Entwicklungsprozesse. Travaux de la Société Imp. des Natur. de St. Pétersbourg. Vol. XXXVIII. Livr. 4. 1908.

95. — Über ontogenetische und phylogenetische Rückbildungen. Biolog. Centralblatt. Bd. XXVIII. Nr. 21 u. 22. 1908.

96. R. Semon. Die Entwicklung der paarigen Flossen des Ceratodus Forsteri. Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem Malaiischen Archipel. Lief. 14. Jena 1898.

97. A. Sewertzoff, Studien über die Entwicklung der Muskeln, Nerven und des Skelettes der Extremitäten der niederen Tetrapoda. Moscou 1908.

98. R. Shufeldt. The Osteology of Amia calva. Ann. Rep. of the U. S. Comm. of Fish and Fisheries for 1883. Washington 1885.

99. F. Siebenrock. Über die Verbindungsweise des Schultergürtels mit dem Schädel bei den Teleostiern. Ann. d. k. k. Hofmuseums. Wien 1901.

100. H. Stannius. Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere (in v. Siebold und Stannius Handbuch der Zootomie; die Fische). Berlin 1854.

101. E. Starks, Synonymy of the Fish skeleton. Proc. Washingt. Akad. Sc. III. 1901.

102. — The shoulder Girdle and Characteristic Osteology of the Hemibranchiate Fishes. Proc. of the U. S. Nat. Museum. Vol. XXV. 1902. Washington.

103. H. Swinnerton, The Osteology of Cromeria nilotica and Galaxias nuatus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. XVIII. 1903.

104. — A Contribution to the Morphology and Development of the Pectoral Skeleton of Teleosteans. Quart. Journ. of Mikroskop. Science. Vol. XLIX. New Series. 1906.

105. G. Swirski, Untersuchungen über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skelettes der Brustflosse des Hechts. Inaug.-Dissertation 1880.

106. A. Szily, Histogenetische Untersuchungen. I. Teil. Anat. Hefte 1907. Heft 100.

107. — Die einleitenden Vorgänge zur Bildung der knöchernen Flossenstrahlen in der Schwanzflosse bei der Forelle. Anat. Anz. Bd. XXXI. 1907.

108. J. Thacher, Median and Paired Fins. A Contribution to the History of the vertebrate Limbs. Trans. Connect. Acad. Vol. III. 1877.

109. O. Thilo, Die Umbildungen in den Gliedmaßen der Fische. Morph. Jahrb. Bd. XXIV. 1896.

110. R. Wiedersheim, Das Gliedmaßenskelet der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.

111. A. Woodward, Catalogue of the fossil Fishes in the Brit. Museum. IV. 1901.

112. C. Vogt, Embryologie des Salmones. Hist. natur. des poissons d'eau douce de l'Europe centr. par Agassiz. Neuchatel 1842.

113. C. Vogt et E. Jung, Traité d'anatomie comparée pratique. Paris 1894.

114. H. Ziegler, Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXX. 1887.

115. — Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXII. 1888.

116. K. Zittel, Grundzüge der Paläontologie. 1895.

Nach Beendigung der vorliegenden Arbeit wurden mir noch die beiden nachstehenden Arbeiten bekannt:

117. E. Brohl, Die sogenannten Hornfäden und die Flossenstrahlen der Fische. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XLV. Heft 2. 1909.

118. R. Vogel, Die Entwicklung des Schultergürtels und des Brustflossenskelettes der Forelle (Trutta fario). Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XLV. Heft 2. 1909.

Mit diesem Zeichen * bezeichne ich jene Arbeiten, welche ich in St. Petersburg nicht bekommen konnte.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung:

abf,	Anlage der Brustflossen;
aicl,	»anterior interclavicula«;
ao,	Aorta;
asg,	Anlage des Schultergürtels;
bg,	Blutgefäße;
bkp,	Anlage der Bauchflosse;
ch,	Chorda dorsalis;
cl,	Cleithrum;
co,	Coracoideum;
d,	Darm;
dt,	Dotter;
e,	Ectoderm;
ef,	Ectodermfalte;
ev,	Ectodermverdickung;
fpop,	Postcoracoidöffnung;
fprp,	Präcoracoidöffnung;
ghb,	Gehörbläschen;
he,	hinteres Ende;
hef,	hintere Ectodermfalte;
icl,	Infracleithrum;
kdbg,	caudales Blutgefäß;
kdp,	die kompakten Derivate d. Pectoralplatte;
krbg,	craniales Blutgefäß;
m,	Muskeln;
mes,	Mesenchym;
mkn,	Muskelknospe;
mkns,	sekundäre Muskelknospen;
mpl,	Muskelplatte;
msco,	Mesocoracoideum;
nv,	N. vagus;
pchz,	Perichondriumzellen;
picl,	»posterior interclavicula«;
pop,	Postcoracoidfortsatz;
ppl,	Pectoralplatte;
ppt,	Posttemporale;
prb,	primäre Skeletplatte;
prp,	Präcoracoidfortsatz;
ptcl,	Postcleithrum;
R,	Radialia (proximale Reihe);
r,	Radialia (distale Reihe);
rm,	Rückenmark;
rstr,	Randstrahl;
s,	Sichel des Mesoderms, in welcher die Basalteile der Flossenstrahlen sich entwickeln;
sc,	Scapula;
scf,	Scapularöffnung;
scl,	Supracleithrum;
sg,	Spinalganglien;
sl,	Seitenlinie;
so,	Somatopleura;
sov,	Bereich der Seitenplatten;
sp,	Splanchnopleura;
spt,	Supratemporale;
stp,	Seitenplatten;
str,	Strahlen;
uw,	Urwirbel;
v,	Vornierengang;
ve,	vorderes Ende;
vk,	Vornierenkammer;
vz,	Verbindungszone;
zk,	Zwischenknorpel.

Tafel XXVI.

Fig. 1. Querschnitt durch einen *Lophius*-Embryo (erstes Stadium) in der Gegend der Brustflossenanlage. Erste Anschwellung der Somatopleura (*ppl*) zur Bildung der Pectoralplatte und die Anschwellung des Myotoms (*mkn*) zur Bildung der Muskelknospe. Vergr. 250.

Fig. 2. Querschnitt durch einen *Lophius*-Embryo (viertes Stadium) in der Gegend des sechsten Myotoms mit der fünften Muskelknospe, welche im Niveau der somatopleuraler Anschwellung der Verbindungszone (*ppl*) liegt. Vergr. 250.

Fig. 3. *Lophius*-Embryo von 2,2 mm Länge in toto, von der Rückenseite

zweites Stadium). Man sieht die Gegend, wo die Seitenplatten (*sov*) erweitert werden und den Anfang der Bildung der Muskelknospen (*mkn*). Vergr. 50.

Fig. 4. *Lophius*-Embryo von 2.2 mm Länge in toto, von der Bauchseite (drittes Stadium). Man sieht die gemeinsame somatopleurale Anschwellung der Brust- und Bauchflossenanlagen (*ppl* und *bkb*), Verbindungszone (*vz*) und Muskelknospen. Vergr. 75.

Fig. 5. Horizontaler Schnitt durch einen *Lophius*-Embryo in der Gegend der Muskelknospen (*mkn*), welche vom sechsten und siebenten Myotom (viertes Stadium) abgehen. Vergr. 200.

Fig. 6. Vertikaler Schnitt durch die linke Brustflosse eines *Lophius*-Embryo von 4,7 mm Länge (achtes Stadium). Man sieht die Muskelplatten, die primäre Skeletplatte, das kompakte Derivat der somatopleuralen Verdickung. Vergr. 200.

Fig. 7. Schräger Querschnitt durch die Brustflossenanlage von *Salmo* (*trutta*?) 74 Tage alt. Vergr. 200.

Fig. 8. Schräger Querschnitt durch die Brustflossenanlage von *Salmo* (*trutta*?). 80 Tage alt. Der Schnitt ging durch die Gipfel einiger Muskelknospen mit kleinen Höhlungen im Innern. Vergr. 200.

Fig. 9. Vertikaler Schnitt durch die Brustflosse eines Embryo von *Acipenser sturio* im Stadium der Bildung sekundärer Muskelknospen (man sieht eine kleine Höhlung in einer derselben). Vergr. 200.

Fig. 10. Schräger Horizontalschnitt durch die Brustflosse eines Embryo von *Acipenser sturio*. Man sieht drei Muskelknospen mit Höhlungen. Vergr. 200.

Fig. 11. Junger *Lophius* von 7,5 cm Länge ohne Schwanzflosse. Die rechte Brustflosse befindet sich in der Lage, welche gewöhnlich dem lebenden Individuum in diesem Alter eigen ist. Normale Größe.

Fig. 12. Dasselbe, jedoch mit der Umdrehung der Flosse so, daß die Radialia parallel und nicht in ihren proximalen Teilen gekreuzt liegen.

Fig. 13. Ein Bündel von quergestreiften Muskelfasern aus dem Myotom eines *Exocoetus*-Embryo. *ei*, isotrope Substanz; *q*, Elemente der anisotropen Scheibe. Gefärbt mit Hämatoxylin von Held. Vergr. 1500.

Tafel XXVII.

Fig. 14. Primäre Skeletplatte der vorderen Extremität eines *Lophius*-Embryo von 7 mm Länge (der Embryo ist schon ausgeschlüpft). Vergr. 100.

Fig. 15. Das Skelet des Schultergürtels und der Brustflosse eines jungen *Lophius* von 7,5 cm Länge (ohne Schwanzflosse); die linke Brustflosse von der inneren Seite. Vergr. 50.

Fig. 16. Das primäre knorpelige Skelet des Schultergürtels und der Brustflosse eines jungen *Gobius minutus* von 5 mm Länge (mit der Schwanzflosse). Vergr. 50.

Fig. 17. Das weitere Entwicklungsstadium derselben Skeletelemente bei einem jungen *Gobius minutus* von 8 mm Länge (mit der Schwanzflosse). Vergr. 50.

Fig. 18. Die primären Skeletelemente des Schultergürtels und der Brustflosse eines *Gobius minutus* von 18 mm Länge (ohne Schwanzflosse). Vergr. 25.

Fig. 19. Das primäre knorpelige Skelet des Schultergürtels und der Brustflosse eines jungen *Ammodytes tobianus* von 12 mm Länge (ohne Schwanzflosse) Vergr. 50.

Fig. 20. Ein späteres Entwicklungsstadium derselben Skeletelemente eines jungen *Ammodytes tobianus* von 25 mm Länge (ohne Schwanzflosse). Vergr. 25.

Fig. 21. Das darauffolgende Entwicklungsstadium derselben Elemente eines jungen *Ammodytes tobianus* von 33 mm Länge (ohne Schwanzflosse). Vergr. 25.

Fig. 22. Der Bau des Skelettes des Schultergürtels und der Brustflosse bei einem erwachsenen *Ammodytes tobianus*. Die rechte Brustflosse. Vergr. 7.

Fig. 23. Das primäre knorpelige Skelet des Schultergürtels und der Brustflosse einer jungen *Anguilla vulgaris* von 72 mm Länge. Vergr. 5.

Fig. 24. Der Bau derselben Skeletelemente bei einer erwachsenen *Anguilla vulgaris*. Vergr. 5.

Fig. 25. Die primären Skeletelemente des Schultergürtels und der linken Brustflosse eines jungen *Salmo* (*salar*?); von der inneren Seite. Das vierte Radiale ist in zwei Teile gespalten. Vergr. 50.

Fig. 26. Dasselbe bei einem andern jungen *Salmo* (*salar*?). Eigentümliche Beziehungen der hinteren Radialia. Vergr. 50.

Fig. 27. Dasselbe; jedoch bei einem mehr erwachsenen jungen *Salmo* (*salar*?), 26 mm Länge ohne Schwanzflosse. Das vierte und das fünfte Radiale sind an der Basis vereinigt. Vergr. 25.

Tafel XXVIII.

Fig. 28. Schräger Horizontalschnitt durch die Brustflosse eines *Exocoetus* von $2^1/_2$ cm Länge. R^1—R^5, Radialia, wobei das erste mit der hier schon verknöcherten Scapula (*sc*) verschmolzen ist; *nl*, das Grenzgebiet zwischen Scapula und Coracoideum; man sieht zwei Nähte: die eine von der Seite der Scapula, die andre von der Seite des Coracoideum. Vergr. 75.

Fig. 29. Die Brustflosse eines *Exocoetus*-Embryo in toto. Das craniale (*krbg*) und caudale (*kdbg*) Blutgefäß mit charakteristischem Geflecht. Vergr. 100.

Fig. 30. Das primäre knorpelige Skelet der beiden Brustflossen und Schultergürtel einer jungen *Clupea* (*grimmi*?) von 30 mm Länge (ohne Schwanzflosse) in toto. Vergr. 45.

Fig. 31. Das Skelet des Schultergürtels und der Brustflosse von *Clupea pontica*; der Knorpel ist durch grüne Farbe bezeichnet, die Knochen dunkel.

Fig. 32. Rekonstruktion der Spinalnerven, welche in die Brustflosse des *Exocoetus*-Embryo eindringen. Vergr. 75.

Der Saccus vasculosus der Fische ein Tiefeorgan.

Von

K. W. Dammerman.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Leiden.)

Mit 1 Figur im Text und Tafel XXIX—XXXII.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	654
I. Morphologie und Histologie des Saccus vasculosus	655
Teleostier	656
Selachier	671
Petromyzonten	678
Amphibien	680
Zusammenfassung	681
II. Nerven des Saccus vasculosus	690
Teleostier	691
Selachier	700
Petromyzonten und Amphibien	704
Zusammenfassung	705
III. Blutgefäße des Saccus vasculosus	710
Schluß	714
Literaturverzeichnis	720
Erklärung der Abbildungen	724

Einleitung.

In neuester Zeit ist schon von mehreren Seiten die Meinung ausgesprochen, der Saccus vasculosus der Fische sei keine Drüse, sondern ein Sinnesorgan. Zuerst hat BOEKE (1901 und 1902[1]) bei eben ausgeschlüpften Larven von Muränoiden eigenartige Sinneszellen in dem Saccus beschrieben, und auf Grund der Entwicklung und der Struktur dieser Zellen die Drüsennatur verneint. Im Jahre 1902 hat auch JOHNSTON in seiner schönen Arbeit "The Brain of *Acipenser*" die

---

[1] Siehe Literaturverzeichnis.

Saccuszellen als Sinneszellen gedeutet und abgebildet und die Nerven des Organs eingehend beschrieben. Zuletzt sprach sich auch KAPPERS (1906) für die Sinnesfunktion aus, obgleich nur wegen der reichen Nervenversorgung des Saccus vasculosus bei den Haifischen.

Aber doch ist noch immer der Name »Infundibulardrüse« von RABL-RÜCKHARDT (1883) und seine Meinung »wir haben es somit offenbar mit einem ausgesprochenen drüsigen Organ zu tun«, sehr verbreitet, so daß neue Untersuchungen geboten schienen, um über die Sache endgültig zu entscheiden. Und ich glaube die Frage bestimmt gelöst zu haben: der Saccus vasculosus ist keine Drüse, sondern ein Sinnesorgan.

Daß man die richtige Natur dieses Organs so lange verkannt hat, kommt daher, daß die älteren Autoren nicht genügend auf den histologischen Bau eingegangen sind, anderenteils hatte man Untersuchungen mit den neueren Nervenfarbmethoden speziell für den Saccus noch nicht unternommen.

Auf dieses alles werde ich aber noch eingehender im Texte zurückkommen.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Prof. Dr. BOEKE, dem Direktor des hiesigen anatomischen Institutes, für manchen Rat, für das fortwährende Interesse an meiner Arbeit und für die weitgehendste Bereitwilligkeit, mit welcher mir die Hilfsmittel des anatomischen Laboratoriums und das ausgiebige Material immer zur Verfügung standen, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

I. Morphologie und Histologie des Saccus vasculosus.

Es wurden außer *Petromyzon* und zwei Amphibien, *Molge* und *Rana*, nur Selachier und Teleostier untersucht. Dipnoi und Chondrostei standen mir nicht zur Verfügung, aber den Dipnoi fehlt wahrscheinlich allen ein Saccus vasculosus, und durch die Arbeit JOHNSTONS über das *Acipenser*-Gehirn wird die zweite Lücke gut ausgefüllt.

Das Gehirn wurde in Schnittreihen, meist in zwei Ebenen, frontal und sagittal, zerlegt, von einigen außerdem Horizontalschnittserien angefertigt, ebenso wurden die Embryonen, welche hauptsächlich mit einer Mischung von gleichen Teilen HERMANNscher Flüssigkeit und Sublimat gehärtet wurden, in frontaler und sagittaler Richtung geschnitten.

Zur Härtung der Gehirne habe ich Sublimat-Formol und Sublimat-Eisessig angewandt. Beide Gemische ergeben sehr gute Resultate.

letzteres hat den Vorteil, daß man hier auch die Molybdänhämatoxylinfärbung nach Held (1909) anwenden kann, womit sehr schöne histologische Bilder erzielt und zugleich die Nerven intensiv gefärbt werden.

Auch wurden einige Gehirne samt Schädelbasis mittels Trichloressigsäure-Uranylacetat nach Friedental gehärtet[1], aber die Entkalkung geht zu stürmisch vor sich, man sieht sogleich die Kohlensäurebläschen emporsteigen, und diese deformieren die nahe am Knochen liegenden Gewebe in nicht unbeträchtlicher Weise, die Fixation ist übrigens ganz vorzüglich, und die nach diesem Verfahren behandelten Schnitte lassen sich mit Hämatoxylin schön färben.

Zur Darstellung der Neurofibrillen wurde Kaliumbichromicum-Osmiumsäure nach Golgi-Cajal, die Silberimprägnierung nach Cajal und nach Bielschowsky-Pollack angewandt. Die Nervenfärbung besprechen wir im nächsten Kapitel aber eingehender.

Ich will nun anfangen mit der Schilderung des Saccus vasculosus der

Teleostier

und zunächst den Saccus der Bachforelle, *Trutta fario* L. und *iridea*, genau beschreiben. Es lagen mir im ganzen 24 Gehirnschnittserien vor und 21 Schnittserien von Embryonen. Und dieses vollständige Material gestattete, die Verhältnisse hier sehr eingehend zu studieren, und die übrigen Befunde werden sich besser an diese Beschreibung anreihen.

Der Saccus vasculosus der Forelle liegt bekanntlich zwischen den Lobi laterales des Hypothalamus, hinter der Hypophyse, und ist eine caudale Aussackung des Infundibularraumes oder besser Hypothalamusraumes.

Dieser dünnwandige Sack steht also in offener Verbindung mit dem Hypothalamus und also mit dem dritten Gehirnventrikel.

Die Seitenwände sind vielfach durch außen eindringende Blutgefäße gefaltet, und diese Falten stehen horizontal im Lumen des Saccus hervor, und werden daher auf Längsschnitten nahe der Mitte als lang ausgezogene Schläuche gesehen (Fig. 4, Taf. XXIX).

Das Wandepithel nun ist bisher noch nicht genau geschildert. Bei starker Vergrößerung und genügend dünnen Schnitten erkennen wir zwei Zellarten, es gibt große bauchige Zellen mit schönen runden Kernen im unteren Ende und dazwischen sehr schmale Zellen mit dreieckigen Kernen, im oberen oder unteren Ende, bisweilen sind diese Kerne auch hantelförmig. Der ganze Zellleib wird bis auf einen feinen Plasmafaden durch die größeren Zellen zusammengedrückt. Die bauchigen Zellen sind 27 μ lang und erheben ihr Plasma als ein rundliches Köpfchen über die Epithelfläche, auf dem Köpfchen stehen 25—30 Haare, welche an ihrem Ende verdickt sind.

---

[1] 1 Teil 50 %ige wässerige Trichloressigsäurelösung, 1 Teil gesättigte wässerige Uranylacetatlösung und 1 Teil destilliertes Wasser. Nach 2 Tagen im Wasser auswaschen und dann durch Alkohol weiter führen.

Diese geknöpften Haare sind je auf ein Basalkörperchen eingepflanzt. Ein feiner Faden zieht von jedem Basalkörperchen zum Kerne hin. Die Zwischenzellen tragen, soweit sich erkennen ließ, keine Flimmer; ihr eigentlich nur aus Kern zusammengesetzter Leib läßt ihre Funktion wohl vermuten: es sind nur Stützzellen. Die größeren Zellen sind es, welche das eigentliche Saccusepithel darstellen.

Was sind nun die geknöpften Haare? Keiner hat sie noch als solche bei der Forelle gesehen.

Wohl hat Lundborg (1894) beide Zellarten schon unterschieden und ziemlich genau geschildert, aber er erwähnt mit keinem Worte die Haare, sagt nur: »Ich glaube, daß die Glandula infundibuli schon in späteren Larvenstadien in Wirksamkeit tritt, denn ich habe immer bei diesen Larven beobachtet, daß hie und da im Lumen des Organs ein geronnener Inhalt mit körnigen Körperchen vorhanden ist.« Aus der Abbildung geht hervor, daß diese körnigen Körperchen wohl die Knöpfchen der Haare sind.

Viel weniger genau hat Bela Haller (1896) beobachtet, es heißt bei ihm S. 62: »Was die Histologie der Drüsenwände betrifft, so werden dieselben von einem hoch kubischen bis stellenweise ganz niedrig cylindrischen Epithel gebildet, dem weder ein cuticularer Saum noch Wimpern aufsitzen. Hierauf folgt eine dünne Membrana propria und dann die Gefäße, beziehungsweise die Gefäßhaut des Hirns. Die Epithelzellen besitzen einen schönen, großen runden Kern mit deutlichen Kernkörperchen. Um den Kern herum liegt gekörntes Protoplasma, und an dem freien Ende der Zellen ist eine sehr deutliche Strichelung zu erkennen.« Mit dieser Strichelung ist wohl der Cuticularsaum gemeint, die Zeichnung entspricht jedoch den Verhältnissen nicht.

Was ist nun das Secret der Infundibulardrüse? Es gibt keines, und das Epithel ist kein Drüsenepithel, denn lebend untersucht, gibt dieses kein andres Bild als das eben geschilderte. Auch hier Stützzellen mit dreieckigen Kernen und größere Zellen mit deutlich geknöpften Haaren. Selbst wenn das Saccusepithel in roher Weise zerrissen und dann untersucht wird, sind immer noch die Köpfchen mit ihren

Haaren und an diesen die Anschwellungen zu sehen. Niemals sah ich diese Körperchen zusammenfließen, niemals Zwischenstadien, wie sie doch eben vorkommen müssen, wenn die Knöpfchen Secrettropfen darstellen.

Vorbei- und herangleitende Blutkörperchen verklebten nicht mit diesem vermeintlichen Secret, immer waren die Krönchenzellen, wie ich sie nennen will, ganz deutlich zu erkennen, mit ausgebreiteter Haarkrone auf dem Plasmaköpfchen. Diese Krönchen sah ich niemals sich bewegen, aber ihre Form wird stets beibehalten. Mittels Methylenblau färben sich bald die Stützzellkerne, die der Krönchenzellen viel später und weniger dunkel, die Krönchen gar nicht. Ich muß es also ganz abweisen, daß diese Körperchen Secrettropfen sind.

Färben wir intensiv mittels Eisenhämatoxylin und Eosin, so werden die Kerne, die Basalkörperchen, die von diesen abgehenden Fäden und die Haarknöpfchen ganz schwarz tingiert, und nun kann man diese schwarzen Körperchen inmitten des rosa tingierten geronnenen Inhalts des Saccus sehen, welcher immer nur dürftig vorhanden ist, während es im Infundibulum und den übrigen Ventrikeln viel mehr Secret gibt.

Das im Lumen des Saccus vasculosus sich befindende Gerinnsel ist somit etwas ganz andres als diese Haarknöpfchen.

Ganz nackt ragen die Plasmaköpfchen der Krönchenzellen im Lumen hervor, während die ganze Oberfläche der Stützzellen von einem dunkel gefärbten Saume vom Lumen abgeschlossen wird. Wie durch die Löcher eines Siebes, so stecken die großen Zellen ihre zierlichen Köpfchen durch die durchbohrte Cuticularplatte der Stützzellen. Unter dem Epithel liegt eine körnige Schicht Gliagewebes und unter diesem Pflasterepithel, die Begrenzung der Blutgefäße.

Wenn also diese eigenartigen Zellen keine Drüsenzellen sind, so müssen es Sinneszellen sein und die an die Basalkörperchen herantretenden Fäden Neurofibrillen. Dies wird auch glänzend bestätigt, wenn man das Epithel mittels einer Silberimprägnationsmethode behandelt, wie sich aus Fig. 14, Taf. XXX ergibt, wo Saccuszellen nach Cajal imprägniert worden sind. Auch mittels der Silbermethode nach Bielschowsky-Pollack habe ich ganz dieselben Bilder bekommen. Die Zellen schrumpfen etwas und sind dadurch besser zu beobachten; die Kerne bleiben ganz blaß, die Haarknöpfchen aber, die Basalkörperchen und die Fäden werden ganz schwarz imprägniert. Von jedem Basalkörperchen geht eine feine Neurofibrille nach unten, durchläuft wellenförmig den Zellleib, biegt sich um den Kern herum, um am unteren Ende der Zelle mit den übrigen Fäden zusammen als einheitliche Fibrille weiter ihren Weg unter das Epithel zu nehmen.

Ich glaube das Wellige der Fäden wird nur bedingt durch Schrumpfung, durch Härtung mittels Formol hervorgerufen. In mit Eisenhämatoxylin oder Molybdänhämatoxylin nach Held gefärbten Schnitten sind sie gerade bis an die Kerne, aber nicht weiter nach unten zu verfolgen, da hier auch die Kerne schwarz mitgefärbt werden.

Um die Kerne herum wird wohl kein fibrilläres Netz ausgebildet, die welligen Fäden rücken vielleicht nur aneinander, aber verschmelzen wohl nicht miteinander, jedenfalls liegen sie in einiger Entfernung des Kernes; wo ein Kern aufgeschnitten ist, erkennen wir, daß die Fäden mit einem Fibrillenconus den Kern umfassen, aber immer bleibt ein freier Raum zwischen beiden.

Es ist mir auch gelungen, die ganzen Zellen mittels Kaliumbichromicum-Osmiumsäure nach Golgi-Cajal zu tingieren und vielfach mit einem sehr großen Stück der unterm Epithel verlaufenden Fibrille. Nur spärlich und stellenweise werden Zellen gefärbt. Viele ganze Schnittserien habe ich angefertigt, ohne daß eine einzige Zelle imprägniert war, und gelingt die Färbung, dann ist meist nur der Zellleib und nicht das Köpfchen mit dem Krönchen zu erkennen (Fig. 23, Taf. XXXI). In Fig. 21 sieht man zwei Krönchenzellen ganz schwarz imprägniert; deutlich erkennt man die Haarknöpfchen, den großen Kern, etwas weniger schwarz, mehr bräunlich, und die darüber hinziehenden schwarzen Fibrillen, und eine kurze Strecke des Zellausläufers, welche nicht weit zu verfolgen waren, weil hier anliegendes Gewebe ganz schwarz mitgefärbt war. In Fig. 23 ist ein Stück des Cuticularsaumes der Stützzellen mitgefärbt, wie dies auch bei Ependymzellen beobachtet wird (Fig. 36, Taf. XXXII), und bei *a* mag eine imprägnierte Zellgrenze vorliegen. Fig. 22 gibt eine andre Sinneszelle mit abgehender varicöser Fibrille, welche weiter vielfach verästelt scheint; aber dies sind wohl Fasern andrer Zellen, welche nur eine Strecke weit zusammen gehen. Nun ist es mir nicht bei der Forelle, aber wohl beim *Gadus* gelungen, die Zellausläufer bis außerhalb des Saccus zu tingieren, bis sie mit andern Fasern zusammen ein stattliches Bündel formen (Fig. 24, Taf. XXXI), und damit war es mir auch gelungen den Zusammenhang dieser Zellen mit einem, von ihren Ausläufern zusammengesetzten Tractus und mit der Endstätte dieser Bahnen in dem Gehirn darzustellen.

Wo also die Saccuszellen sich ganz vorzüglich mittels Nervenfärbmethoden imprägnieren lassen, wo sie ihren Ausläufer bis an eine bestimmte Stelle in dem Gehirn senden, und dieser also nur als Nervenfaser gedeutet werden kann, und also die Fädchenstruktur innerhalb des Protoplasmas der Krönchenzellen, welche ununterbrochen in diesen Ausläufer zu verfolgen war, nur neurofibrillärer Natur sein kann; wo die Krönchenzellen eine ganz bestimmte Form besitzen, welche sie lebend oder fixiert immer beibehalten, wo sie auch bei Maceration mittels 30 %igen Alkohols immer ihre Krönchen behalten, wo niemals eine Absonderung dieses Epithels beobachtet wurde, und wo es sich herausstellt, daß man früher nur durch ungenügende Fixation die Knöpfchen der Haare für Secrettropfen gehalten hat und also auch früher niemals wirklich das Epithel in absondernder Tätigkeit gefunden wurde, da glaube ich, daß man die Sinnesnatur der Saccuszellen nun wohl nicht mehr anzweifeln kann. Das Epithel des Saccus vasculosus ist ein Sinnesepithel und besitzt seine eigne Zellart, die Krönchenzellen.

Sehen wir uns nach diesen eigenartigen Zellen in andern Gehirnepithelien um, so finde ich sie nirgends, auch die Zellen des Plexus chorioideus sind ganz verschieden, tragen weder Köpfchen noch Krönchen.

Die Anlage des Saccus habe ich nur bei 1 Tag alten oder älteren Forellen untersuchen können. Bei 1 Tag alten Tieren ist das Organ schon als kleine Aussackung des Infundibularraumes ausgebildet, mit sehr engem Lumen und noch ohne Faltenbildung. Das Epithel hat schon zwei Zellarten, die Stützzellen und größeren Zellen mit runden großen Kernen, aber das Plasma hebt sich noch nicht mit einem Köpfchen hervor, und auf seiner nur rund gewölbten Fläche stehen viele Haare, welche aber keine Verdickung an ihren Enden tragen.

Allmählich werden aber die Falten angelegt, und bei 22 mm langen Forellen ist der Saccus auf Sagittalschnitten nahe der Mitte herzförmig, die Spitze des Herzens nach hinten gerichtet, am Vorderende drängt ein Blutgefäß die Wandung vor sich her und stellt eine erste Falte dar. Die Sinneszellen haben sich jetzt besser ausgebildet, ihre Köpfchen erheben sich über das Niveau der inneren Epitheloberfläche, und die Haare haben schon hier und da Anschwellungen bekommen, aber man erkennt noch alle Zwischenstadien, Haare ganz unverdickt, mit zarten, eben nachweisbaren Knöpfchen, Köpfchen, welche nur ganz flach hervorgewölbt sind, und schon ganz ausgebildete Krönchen.

Sind die jungen Fische 25—30 mm lang, so zeigt uns der Saccus noch wesentlich dasselbe Bild, aber hier sehe ich besser, daß überall die Krönchenzellen schon vorhanden sind, nur im Hinterende des Organs und am Außenende der Falten, da wo die Epithelzellen sich noch fortwährend teilen, erkennen wir Sinneszellen, welche auf ihren Köpfchen lange, keulenförmig angeschwollene Haare tragen (Fig. 15, Taf. XXX). Da diese Keulen viel länger sind als später die geknöpften Haare, so zieht sich wohl das Plasma auf seiner Spitze zusammen, und wir haben in den Krönchen nur umgewandelte Haarschöpfe zu sehen, wie das noch besser aus der ganzen Entwicklung des Saccus hervorgeht, wie wir sie bei den Muränoiden schildern werden.

Lundborg (1894) hat ebenso die Körperchen, welche er für Secrettropfen hielt, bei 26—28 mm langen Larven auftreten sehen, und bei *Salmo salar* L. sah er den Saccus am 65. Tage, also lange Zeit vor dem Ausschlüpfen, erwähnt aber nicht die Natur der Zellen.

Vergleichen wir jetzt eine andre Salmonide mit der Forelle.

Beim *Coregonus oxyrhynchus* L. finden wir ganz gleiche Verhältnisse (Fig. 1, Taf. XXIX). Der Saccus, hier etwas größer, liegt zwischen den Lobi laterales wie ein langer, hinten etwas breiterer Sack und reicht über das Ende der Lobi laterales hinaus. Auch hier große Faltenbildung der Wandungen, und die in das weite Lumen hervorragenden Schläuche sind vielfach wieder mit kleineren Aussackungen versehen, welche alle von Blut strotzend gefüllt sind. Die Wand besitzt die beschriebenen Stützzellen und schöne Krönchenzellen, welche bis 30 μ lang sind, mit den geknöpften Haaren auf Basalkörperchen eingepflanzt, Haare, welche sich in den Zellleib als zarte Neurofibrillen fortsetzen (Molybdänhämatoxylinfärbung nach Held). Ganz besonders hebt sich hier der Cuticularsaum der Stützzellen hervor.

Bei 4 Tage alten Coregonen sind alle Hirnventrikel ganz eng, der caudale Abschnitt des Infundibulums hat als Saccus auch ein sehr enges Lumen, und die Falten werden eben angelegt. Die Wandung trägt große Zellen mit keulenförmig angeschwollenen Haaren, wie sie bei jungen Forellen beschrieben und abgebildet wurden. Wie bei der Forelle werden sich hier also auch die Krönchen aus den Haaren entwickeln.

Ganz etwas andres finden wir bei den Cypriniden; der Saccus vasculosus ist hier viel weniger ausgebildet. Beim Karpfen, *Cyprinus carpio* L., zeigt er nur eine ganz kleine Ausbauchung des Infundibularraumes, und erhebt sich nicht über die Lobi laterales, sondern bleibt ganz unter ihrer Mittellinie verborgen (Fig. 6, Taf. XXIX). Hier ist der Saccus eines kleinen einjährigen Karpfens abgebildet, aber sofort fällt der große Unterschied mit dem einer ebenfalls einjährigen Forelle (Fig. 1) ins Auge. Der kleine Sack ist ungefaltet, ist eigentlich nur eine kleine fingerförmige, nach hinten ausgewachsene Ausbuchtung. Es gibt keine Schlauchbildung, nur sehr flache Hervorwölbungen besitzt die Seitenwand, an welche sich Capillarschlingen legen. Große hineindringende Blutgefäße, wie bei der Forelle und *Coregonus*, gibt es nicht.

Das ganze Organ ist äußerst reduziert, und es fehlt ihm die mächtige Blutversorgung, welche sonst den Saccus vasculosus kennzeichnet. Das Epithel hat aber seine Sinneszellen beibehalten, auch hier sind es Krönchenzellen, gut ausgebildete, aber etwas kleiner, nur bis 19 μ, die Knöpfchen der Haare bis 2 μ groß. Das Organ ist also wohl funktionsfähig, aber seine Bedeutung muß ganz in den Hintergrund treten, wenn wir es mit dem Saccus der beiden schon beschriebenen Arten vergleichen.

Auch die Entwicklung ist sehr verspätet, bei jungen Karpfen, 3 Tage alt, ist noch keine Spur eines Saccus zu finden. Alle Gehirnventrikel sind so eng, und die Zellen liegen an der Medianlinie so dicht aneinander, daß es nicht möglich ist, auf einem Medianschnitte die Räume aufzuschneiden, auch auf Querschnitten erkennt man die Zugänge zu dem Infundibulum und dem Recessus opticus nur als feine Spalten, die zwischen den Zellen sichtbar sind. Fig. 7, Taf. XXIX, ist ein Medianschnitt durch das Gehirn eines 3 Tage alten Karpfens. Das hier wie überall gegen die Chordaspitze gerichtete Infundibulum ist ein kleiner Sack, ohne eine Ausstülpung nach hinten. Das umgrenzende Epithel läßt weder Kopf noch Krone auf den Zellen erkennen, nur viele kurze Haare, wie das embryonale Ependym sie trägt. Es gibt in der Wandung wohl größere und sich teilende Zellen, aber dies mag kein wundernehmen bei einem Organ, welches noch so viele Ausstülpungen zu bekommen hat. In der Höhlung ist ein dickes und reichliches Gerinnsel vorhanden. Die in die Plica ventralis eindringenden Blutgefäße haben nur capillare Weite.

Ist das Tier nur erst einen Tag alt, so sind die Ventrikelhöhlen viel geräumiger, auch Infundibulum und Recessus opticus haben eine große Lichtung und weite Verbindungen mit dem dritten Ventrikelraum. In der nur wenige Zellen dicken Hinterwand des Infundibulums befinden sich noch keine Krönchenzellen, nur mehrere kurze Haare stehen auf der geraden Zelloberfläche, und das Secret in der Höhlung ist dünn und spärlich vorhanden.

Wenn am dritten Tage also die Ventrikel sich ganz verengert haben, und die heranwachsenden Zellen sich dicht aneinander legen, hat das Infundibulum gar keinen Ausweg mehr. Später aber lockert der Zugang sich wieder und hat sich indessen auch das kleine Infundibularorgan angelegt, so bei einem 5,5 cm großen Karpfen. Es ist ein kleiner Sack, auf Querschnitten immer rund, ohne Falten und liegt ganz zwischen den Lobi laterales eingesenkt.

Ein großer Karpfen, 44 cm lang, hat verhältnismäßig keinen größeren Saccus, die Ausbuchtungen der Wandungen haben sich aber etwas mehr vertieft, und außer den Capillaren erkennt man hier auch größere Gefäße, welche in die kleinen Falten eindringen, vornehmlich an dem dorsalen Teile des Organs. Gleiche Verhältnisse wie der Karpfen zeigen uns zwei andre Cypriniden, nämlich *Leuciscus rutilus* L. und *Blicca björkna* L., wo der Saccus ebenfalls ganz zwischen den Lobi laterales eingepreßt sitzt und nur eine kleine Strecke nach hinten sich fortsetzt, und bei der erwachsenen Plötze nur 0,5 mm groß ist. Die Wandungen sind ohne Faltenbildung, auf Querschnitten hat das Organ eine runde, etwas dreieckige Gestalt, mit der Spitze des Dreiecks zwischen den Lobi eingesenkt. Aber auch hier sind Krönchenzellen deutlichst zu erkennen, und damit kann man diesem Saccus eine Funktionsfähigkeit auch nicht ganz absprechen, wie gering diese auch sei. Beim Hechte, *Esox lucius* L., habe ich gar keinen Saccus auffinden können, auch Krönchenzellen waren an der Stelle nicht zu sehen.

Bereits Stieda (1868) erwähnt dieses Fehlen, und auch Gentes (1907 b) sagt von diesem Organ des *Esox* «il n'existe qu'à l'état de vestige». Da ich zur Revision dieser Angaben nur ein einziges Gehirn zerschnitten habe, ist es nicht unmöglich, daß bei andern Exemplaren noch eine Spur eines Saccus wiedergefunden wird.

Jetzt wollen wir wieder schön entwickelte Infundibularorgane beschreiben, und zwar bei den Anguilliformen.

Beim erwachsenen Aal, *Anguilla anguilla* L., ist das Organ gut ausgebildet, rundlich, ein wenig breiter als lang, mit einigen großen, aber wenig verästelten Schläuchen, welche hier aber besonders von Blut strotzend sind, so daß die Epithelien so nahe aneinander schließen, daß man selten eine Lichtung zwischen ihnen sehen kann. Wie aus der Fig. 8 ersichtlich ist, ist dieser Saccus doch kleiner als derjenige der Forelle, da die ganzen Gehirne beider Tiere nahezu gleich groß waren. Der Eingang zu dem Infundibulum ist ein sehr enger, und auch der Infundibularraum mit seinen übrigen Höhlungen ist ganz eingeengt.

Alle Wandungen, auch der Falten, sind mit Krönchenzellen dicht besetzt, welche bis 15 μ groß sind, mit ungefähr 20 Knöpfchen, das Epithel ist beträchtlich niedriger als bei der Forelle und dem *Coregonus*. Die Sinneszellen sind aber überaus schön hier, und beim Aal hat STUDNIČKA (1900) genauer als irgend einer vorher diese Zellen beschrieben und abgebildet, aber falsch gedeutet. S. 416 heißt es: »Das eigentliche Ende dieser Zellen ragt fast immer etwas in das Innere der Drüse, und auf demselben sitzen ganz kleine Körperchen einer, wie es scheint, von den Zellen ausgeschiedenen Substanz. Einige dieser Körperchen haben sich wahrscheinlich schon von dem Zellenende abgetrennt und liegen frei in dem Lumen der Drüse«, auch hat er Secretion wahrgenommen an den Ependymzellen der Epiphyse, Paraphyse und Plexus chorioideus auch da, wo Flimmern auf den Zellen vorhanden sind, aber er spricht nicht von Flimmern bei den Saccuszellen, hat also Haare und Knöpfchen zusammen für Secrettropfen gehalten.

Aus den Abbildungen geht hervor, wie gut er beobachtet hat, aber für ein Secret sind diese Körperchen doch zu eigentümlich. Es ist dies doch ein gar sonderbares Secret, da aus einer Zelle bis 20 gestielte Tropfen kommen, ohne einander zu berühren und ohne miteinander zu verkleben, und zuletzt sollen alle diese Körperchen wie abgesonderte Perlen in das Saccusinnere fallen, um da wieder aufgelöst zu werden, denn außer einem Belag dieser Körperchen genau über den Zellen sind sie weiter nirgends zu finden.

Aber an der Sinnesfunktion dieser Zellen ist nicht zu zweifeln; außerdem hat STUDNIČKA keine Silberimprägnationsmethoden angewendet, nur wegen der vielen Nerven, welche im Saccus verlaufen, spricht er von einer nervösen Rolle der Drüse und erklärt nun gerade die Stützzellen für das Sinnesepithel, wofür es doch keinen einzigen Anhaltspunkt gibt. Auch beim erwachsenen Aal hat BOEKE schon angegeben, daß die Saccuszellen als Sinneszellen gedeutet werden müssen, und in Übereinstimmung damit konnte ich auch bei den Larven des Aales diese Krönchenzellen und ihre Imprägnationsfähigkeit für Silber nachweisen. Einige Leptocephali und junge Glasaale, welche das Laboratorium der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. SCHMIDT in Kopenhagen verdankt, habe ich in Schnittserien zerlegt. Obgleich das Material nur in 2%iger Formollösung gehärtet war, ließen sich doch mittels BIELSCHOWSKYS Methode gute Bilder erzielen, welche erlaubten, die wesentlichen Tatsachen zu erkennen.

Bei 7 cm großen Leptocephalen (*Leptocephalus brevirostris*) ist der Saccus schon ganz entwickelt, auch hier etwas breiter als lang, mit weitem Lumen und vielen Falten. Überall dringen große Blutgefäße in diese Schläuche ein, deren Wandungen Krönchenzellen tragen. Sind die Tiere so weit nach der Metamorphose im Wachstum fortgeschritten, daß sie jetzt wieder dieselbe Größe haben wie die eben genannten Leptocephalen, also auch 7 cm[1], so hat das Gehirn ungefähr ein Viertel der Länge zugenommen, und der Saccus hat verhältnismäßig die gleiche Größe beibehalten, die Breite ist aber etwas mehr noch als die Länge angewachsen, die Faltenbildung ist weiter fortgeschritten, und auch die Blutgefäße haben sich dementsprechend vergrößert. Das niedrige Epithel trägt Krönchenzellen von gleicher Länge wie beim erwachsenen Tiere. Das Gehirn der untersuchten Aale war wenigstens dreimal größer als das dieser Glasaale, der Saccus hatte nur ein Drittel in der Länge zugenommen, woraus hervorgehen mag, daß die Bedeutung dieses Organs für die jungen Tiere größer ist, als für die Erwachsenen.

Die Präparate von Muränoidenembryonen, welche so schön die ganze Entwicklung des Saccus vasculosus und sein Sinnesepithel dartun, wurden mir von Herrn Prof. Boeke freundlichst zur Beobachtung überlassen, und daher bin ich imstande, die Schilderung der Anlage des Organs und der Krönchenzellen, wie ich sie von der Forelle gegeben habe, noch weiter zu vervollständigen.

Wenn bei den Muränoiden (die Species waren nicht bekannt, da nur Eier und junge Larven aufgefunden wurden und diese nicht weiter zu erziehen waren) sich das Gehirn so weit entwickelt hat, daß überall schon eine Lichtung vorhanden ist, aber der Hypothalamus sich noch nicht vertieft hat und also die Kopfbeuge noch nicht angefangen hat, erkennt man, wie in der noch geraden, ventralen Gehirnwandung, die Zellen, welche vor der Chordaspitze liegen, schon erheblich größer sind als die angrenzenden Epithelzellen.

Ihre auffallend großen, runden Kerne sind ganz verschieden von den länglichen Kernen der schmalen Zellen, welche das übrige Epithel der Gehirnhöhle besitzt. Auf diesen größeren Zellen stehen mehrere lange Haare, jedes auf ein Basalkörperchen eingepflanzt. Durch Teilung dieser Basalkörperchen wird die Haaranzahl vermehrt. Gerade diese Stelle nun vertieft sich später und senkt sich als Infundibulum ein, wenn das Gehirn nur erst zweiteilig ist, durch die Einsenkung der Ventralfalte. Die Plica ventralis encephali dringt nun immer weiter ins Gehirn, so daß der anfangs muldenfömige Infundibularraum jetzt eine tiefe fingerhutförmige Aussackung zwischen dem Chiasma opticum und der genannten Plica ventralis darstellt. Einige Zeit vor dem Ausschlüpfen, im Anfange des dritten Tages der Entwicklung, erkennt man am unteren Ende dieser Aussackung dieselben großen Zellen wieder mit ihren schönen Kernen, jetzt aber sind sie wieder etwas weiter in der Entwicklung fortgeschritten (Fig. 16, Taf. XXX). Das Plasma erhebt sich schon mit einer kleinen Hervorwölbung im Innern des Infundibulums; man sieht die Haare, die Basalkörperchen und schon die von diesen abgehenden Fibrillen, welche zum Kerne hinweisen.

---

[1] Bekanntlich werden die Leptocephalen viel größer, bis 85 mm, aber bei der Metamorphose, beim Übergang in Glasaale, verringert sich die Körperlänge so beträchtlich.

Zwischen den großen Zellen treten die Stützzellen an den Tag, deren Kerne hier meist im unteren Ende der Zellen liegen; oben, unter dem schon ausgebildeten Cuticularsaume, liegen die beiden Centralkörperchen.

Am 3. Tage und im Anfange des 4. Tages der Entwicklung der Muränoidenembryonen nimmt man wahr, wie die Haare schon an ihren Außenenden Verdickungen bekommen, die immer größer werden, und beim Ausschlüpfen des Tieres, was schon am selben Tage stattfindet, stehen die Krönchenzellen fertig da in der Tiefe des Organs[1] (Fig. 11, Taf. XXX).

Nun ist das Infundibulum ein langer Schlauch, welcher sich weit nach hinten biegt gegen und etwas unter die Chordaspitze. Sein unteres Ende ist der Saccus vasculosus, da es wohl nicht anzuzweifeln ist, daß dieses Organ, hier schon so früh angelegt, später den Saccus darstellen wird. Die Zellen sind ganz auffallend groß mit ihrem bauchigen Plasmaleib, rundem Kerne und deutlichen Krönchen. Die einzelnen gestielten Knöpfchen sind etwas kleiner als die Haare, aus welchen sie sich entwickelt haben, aber die Plasmamenge dieser Körperchen ist doch zu groß, um aus dem Haarplasma allein entstanden zu sein, und es mag also wohl Plasma zu ihrer Bildung vom Zellleib her zugeströmt sein.

Gleich beim Ausschlüpfen der Larven ist also das Organ funktionsfähig, da auch die Blutversorgung nicht fehlt, der große Sinus cephalicus legt sich ganz eng an das ganze Infundibulum. Aber speziell auf diese Tatsache komme ich noch im letzten Kapitel zurück.

Boeke (1902) hat diese Zellen auch lebend gesehen bei den Muränoiden, da die junge Larve ganz durchsichtig und das Organ also leicht zu beobachten ist. Er sah die Krönchen ganz ausgebildet und niemals ihre Gestalt ändern, und auch bei stundenlanger Beobachtung sah er nie die Knöpfchen sich vom Zellleib lostrennen, nur beobachtete er ein leichtes Zusammenziehen und wieder sich Ausdehnen der Zellköpfchen mit ihrem Besatz, aber nicht die gestielten Knöpfchen flimmern. Inwieweit in dieser Bewegung des Zellplasmas etwas Normales vorliegt, oder eine Formänderung, welche nur infolge der für die Beobachtung notwendigen ungünstigen Lage des Tieres hervorgebracht wird, ist vorderhand nicht zu sagen. Etwas derartiges sah ich beim überlebenden Saccusepithel der Forelle nie.

---

[1] Vgl. Boeke 1901.

Jedenfalls geht aus dieser Entwicklung des Saccus bei den Muränoiden auch wieder hervor, daß wir es hier also mit einem Sinnesepithel zu tun haben, und daß jede Ausscheidung ferne liegt.

Ich meine also mit gutem Rechte behaupten zu können, daß die Saccuszellen Sinneszellen darstellen von ganz besonderer Art, welche aus einfachen Gehirnwandzellen entstehen, deren Haare sich vermehren und sich später in gestielte Knöpfchen umwandeln, welche ebenfalls ihre Basalkörperchen haben.

Sehen wir uns jetzt wieder nach andern Arten um.

Die Gadiden ziehe ich zuerst in Betracht. *Gadus morrhua* L. hat einen größeren Saccus als alle oben beschriebenen Arten. Dieser reicht weit nach hinten und noch an den Lobi laterales vorbei. Im Innern ist eine große centrale Höhlung, in welcher überaus zahlreiche, vielfach verästelte Falten hervorragen. Blutgefäße drängen sich überall in die Falten ein, und Krönchenzellen drängen sich dicht aneinander auf den Wandungen.

Hier ist mir auch die schwierige Imprägnation dieser Sinneszellen mittels Kaliumbichromicum-Osmiumsäure nach Golgi-Cajal am schönsten gelungen (Taf. XXXI, Fig. 24). Man ersieht aus der Abbildung, welch großes Organ dieser Saccus hier darstellt, daß von den Elementen aber nur zwei Zellen gefärbt sind. Man erkennt sogleich ihre bauchige Gestalt und die Krönchen darüber. Beide haben einen Ausläufer, aber der der einen Zelle ist bis außerhalb des Saccus zu verfolgen, und damit ist das, was sich wohl vermuten ließ, auch tatsächlich dargetan, daß nämlich die aus dem Organ heraustretenden Nerven von den Fibrillen dieser Zellen herstammten.

In andern Zellen sieht man auch hier wieder wie vom Oberende der Zelle eine kleine Faser abgeht, wie es scheint, aber auch hier ist dies meistens aus einer Mitfärbung des Cuticularsaumes herzuleiten.

Außer den Krönchenzellen und Stützzellen erkennt man hier und da eigentümliche, schwarz tingierte Zellen zwischen oder unter dem Epithel, vieleckige Zellen mit drei bis vier meistens sich schlängelnden Ausläufern. Haben wir es hier mit Ganglienzellen zu tun, welche ein Assoziationssystem zwischen den Sinneszellen darstellen? Ich weiß es nicht zu sagen, für Kunsterzeugnisse sind diese Gebilde doch meist zu zellenartig.

Ein andrer Gadide, *Melanogrammus aeglefinus* L., der Schellfisch, hat einen weniger ausgesprochenen Saccus; dieser reicht noch nicht bis zum Außenende der Lobi laterales, aber er ist dennoch ansehnlich genug. Vergleichen wir weiter das Infundibularorgan des *Gasterosteus aculeatus* L., des Stichlings, mit dem des *Gasterosteus spinachia* L., des Seestichlings, so ergibt sich als wesentliches Merkmal, daß der Saccus des *Gasterosteus aculeatus* verhältnismäßig bedeutend kleiner ist, als bei *Spinachia*, deren Gehirn nur anderthalbmal größer, deren Saccus aber dreimal größer ist, und auch viel faltenreicher und weniger einfach gebaut, weit nach hinten reichend wie beim *Gadus*. Die Krönchenzellen sind bis 16 μ groß, mit nahezu 25 Knöpfchen, bei *aculeatus* etwas kleiner, bis 13 μ. Die Stichlinge entstammen Brackwasser.

Bei der großen Gruppe der Acanthopterygii habe ich überall wohlausgebildete Sacci angetroffen, nur beim Flußbarsche, *Perca fluviatilis* L., ist er klein für ein so mächtiges Gehirn, aber sehr eigentümlich gebaut. Er setzt sich aus zwei Teilen zusammen, einem kleinen Vorderteil und einem zweiten etwas größeren Sack, welcher hinten zwischen den Außenenden der Lobi laterales liegt. Beide Teile stehen durch einen Stiel miteinander in Verbindung (Taf. XXIX, Fig. 2). Die große Hypophyse ist fortgelassen, da sie sonst teilweise das erste Säckchen verhüllen würde; man sieht die Öffnung des Recessus hypophyseos. Ein Längsschnitt, nahezu median, ist in Fig. 5 abgebildet. Beide Teile sind gut zu erkennen, und aus der Abbildung geht hervor, daß das Organ sich von dem vorderen Säcklein noch weiter ausdehnt; hier ist die Stelle, wo es mit dem Infundibulum zusammenhängt. Die Falten in dem vorderen Teil treten nur in der Seitenwandung auf, daher scheint dieser Teil ganz ohne Falten, ein schmales Rohr ist zwischen Vorder- und Hinterende des Organs ausgebildet, etwas weiter da, wo es den Zugang zu dem größeren Sack darstellt. Ganz eigentümlich sind dessen Schläuche, zwei sehr große dringen weit bis in die Mitte des Innern und sind überaus blutreich, dahinter trägt die Wand noch einige kleinere Falten, aber sonst ist sie glatt und ganz rundlich. Größere Gefäße liegen gar nicht an der ventralen Wandung. Kleine

Krönchenzellen, nur 10—12 μ groß, setzen überall das Epithel zusammen, auch im Stiele und in dem kleinen Sack.

Etwas eingehender will ich nun die Verhältnisse für die Aalmutter, *Zoarces viviparus* L., schildern, da mir hier außer Gehirnen auch Embryonen vorlagen. Fangen wir damit an, daß wir den Saccus des erwachsenen Tieres beschreiben. Er stellt einen großen, länglichen Sack dar, welcher weit nach hinten sich ausdehnt an den Lobi laterales vorbei, und hängt mittels eines langen Stieles mit dem Infundibulum zusammen (Fig. 9, Taf. XXIX). Dieser Stiel setzt sich ganz aus Nervenbündeln zusammen, wie aus Fig. 18 *b*, Taf. XXX, ersichtlich ist. Den Querschnitt durch das ganze Gehirn, nach der Linie *a*—*b* der Fig. 9 gibt Fig. 18 *a* wieder. Ganz frei verläuft hier der Saccusstiel zwischen den beiden Lobi laterales, stärker vergrößert ist er in Fig. 18 *b* zu sehen. Zwei Reihen stattlicher Faserbündel umgeben die etwas längliche Höhle, es ist hier also ein wirklicher Nerv vorhanden, welcher außerhalb des Gehirns zu verfolgen ist bis an das zu innervierende Gebiet.

Die Höhle des Stieles führt ins Innere des Saccus, welcher durch überall hineinragende Falten und Schläuche sehr verengert wird. Diese schlängeln sich so durcheinander oder liegen so dicht aneinander, daß ein schwammartiges Gewebe mit vielen größeren und kleineren Löchern entsteht, überall von Blutgefäßen durchwachsen. An der Seite liegen andre Gefäße, welche mit den ersteren zusammenhängen.

Dieser Saccus nun gehört einem Gehirn an, welches so groß ist wie das des Aales, dessen Infundibularorgan in Fig. 8 abgebildet ist. Jetzt erkennt man besser, wie ganz verschiedenartig diese beiden Organe gebaut sind.

Auch der Saccus der Forelle mit seiner regelmäßigen Faltenbildung und der *Perca* stehen in schroffem Gegensatz zu diesem, ein so fein verästeltes Epithel tragenden Saccus des *Zoarces* und dem Saccus des *Gadus* und *Spinachia*, welcher denselben Bau zeigt.

Das ganze Epithel wird auch hier wieder, auch in den kleinsten Falten, von den Krönchenzellen zusammengesetzt, hier bis 15 μ groß. Die Bekleidung mit diesem Epithel fängt erst im hinteren Ende des Stieles an. Einige dieser Sinneszellen sind auf Taf. XXX, Fig. 19, gezeichnet, von oben her gesehen. Ganz regelmäßig gruppieren sich die mit Eisenhämatoxylin dunkelschwarz gefärbten, gestielten Körperchen, meistens 25 auf jeder Zelle, um das Zellköpfchen; die Zellen sind gleichmäßig über das Epithel verbreitet, meistens zwischen je drei eine Stützzelle. Die Knöpfchen sind eiförmig, die Stielchen nicht viel länger als diese. Schwarz tingiert haben sich auch die Basalkörperchen. Auch hier kann man oft diese schwarzen Körperchen sehen inmitten des rot tingierten Secretes des Saccus, welches sehr feinkörnig ist, sich mit Eosin stark färbt und dasselbe Vorkommen hat wie die in den Gehirnventrikeln sich befindende Cerebrospinalflüssigkeit, welche man in den Präparaten gefärbt findet. Diese Flüssigkeit füllt die Saccushöhle, nicht gießt der Saccus irgend ein Secret in die Hirnräume.

Werden die Knöpfchen mittels Molybdänhämatoxylin nach **Held** gefärbt, so erscheinen sie nicht ganz gleichmäßig blau, sondern sind mehr oder weniger durchsichtig und blasig; eine weitere Struktur war sonst nicht zu erkennen, vielleicht daß in den Stielchen sich die Primitivfibrille fortsetzt und in den Bläschen dann ein äußerst feines Netz bildet; das Verhalten dem Molybdänhämatoxylin gegenüber und auch die Schwarzfärbung mittels Silbers läßt eben eine neurofibrillare Struktur vermuten.

Wenn die Embryonen im Mutterleibe bis 3 cm groß sind, so haben sie schon einen ganz ausgebildeten Saccus, mit vielen Falten, aber diese sind noch nicht so weit verästelt wie beim erwachsenen Tier; auch der Stiel ist noch kürzer. Große Blutgefäße dringen aber auch hier schon in die Falten hinein. Dieses Organ ist nun nahezu gleich groß wie dasjenige der jungen Aale (oben beschrieben), deren Gehirn aber nur wenig größer ist. Auch die Faltenbildung ist in beiden Fällen zur gleichen Höhe fortgeschritten; bei *Zoarces* vervollkommnet sie sich aber noch viel weiter, während sie bei dem Aal kaum mehr fortschreitet.

Ein nicht weniger schönes Bild als bei *Zoarces* läßt uns der Saccus des Flunders *Limanda flesus* L. erblicken; überaus falten- und blutreich, aber ohne Stiel, direkt dem Infundibularraum angewachsen. Die Krönchenzellen bekleiden hier weit die ventrale Wandung des Infundibulums und reichen sogar bis an die caudale Wand des Recessus hypophyseos herab. In Fig. 20, Taf. XXXI, sieht man einen Teil der Saccuswand dieses Fisches. Das Epithel ist ziemlich niedrig, die Zellen nur 12—15 μ, schön ausgebildet mit zierlichen Krönchen und deutlichen Stützzellen zwischen denselben, mit ihren dreieckigen Kernen am oberen Ende, einige auch am unteren Ende oder mehr länglich. Unter diesen Epithelien folgt die schmale Schicht des Nervengewebes, zusammengesetzt aus den Ausläufern der Sinneszellen, und darunter erblickt man weite, geräumige Blutgefäße und einige aufgeschnittene Capillaren.

Gleiche Ausbildung zeigen die Infundibularorgane des *Lophius piscatorius* L. und *Gobius minutus* L. Beim *Gobius* ist es erst zwischen den Lobi laterales eingesenkt, dehnt sich aber weiter dahinter aus und ist dann fast so breit wie das Kleinhirn, und auch bei nur 14 mm großen Tierchen hat es sich schon gut entwickelt.

Bevor ich nun zu den Befunden bei den Haifischen schreite, muß ich ein Ergebnis dieser vorangehenden Besprechungen besonders betonen:

Es gibt einen sehr großen falten- und blutreichen Saccus vasculosus bei den Seeteleostiern, weniger ausgebildet und weniger faltenreich wird er bei den Bewohnern der Flüsse, und er verschwindet nahezu bei den Fischen der Binnengewässer. Und so haben auch die nur das Meer bewohnenden

Selachier

alle einen großen ins Auge fallenden Saccus, wie sofort aus Fig. 3, Taf. XXIX erhellt, wo der Saccus des *Acanthias*, *Squalus acanthias* L., gezeichnet ist, ein Gebilde, welches den davor liegenden Lobi laterales wenig an Größe nachsteht. Über dem Organ (wirklich also darunter) liegt die nach vorn länglich ausgezogene Hypophyse, welche median durch ihre größere Ausdehnung nach oben den Saccusraum sehr verengert (Fig. 12, Taf. XXX). Seitlich breitet sich ihr Gewebe noch so weit aus, daß das Infundibularorgan von unten her nicht ersichtlich ist, außer nur ein kleiner Teil ganz am Vorderende. Durch diesen Teil ist auch der Querschnitt geführt worden, welcher auf Taf. XXX, Fig. 13, abgebildet ist. Man sieht den großen, fast viereckigen Sack über dem oben genannten Teil der Hypophyse, mit seiner Vorderwand liegt dieser Sack der caudalen Wandung der Lobi laterales sehr eng an. Im Innern hängen zu beiden Seiten zwei mächtige Schläuche herab. In Fig. 13 sind die Schläuche zu erblicken, aber das Organ war in stark zusammengezogenem Zustande, sonst drängen die von Blut strotzend gefüllten Gefäße die Falten viel weiter vor sich her, besonders die beiden großen. Auch das an die Hypophyse grenzende Epithel ist gefaltet, und trägt wie die ganze übrige Saccuswandung Krönchenzellen. Die Höhlung des Teiles der Hypophyse, welcher sich so weit nach vorn erstreckt, bis in die Nähe des Decussatio optica, ist ganz abgeschlossen und steht in keinem Verbande weder mit dem Saccus noch mit dem Infundibularraum, wie auch die ganze Hypophyse als ein hohler Sack sich entwicklungsgeschichtlich an das Infundibulum legt (siehe Fig. 10).

Einen eigentlichen Recessus hypophyseos gibt es hier nicht, vielmehr ist der ganze Saccus als solcher aufzufassen oder vielleicht nur ein vorderer Abschnitt desselben, welcher sich ventral zwischen das Hypophysengewebe einsenkt. Übrigens ist die Hypophyse geweblich etwas ganz andres als der Saccus, welcher sich nur aus Sinnesepithelien zusammensetzt, niemals sah ich die beiden Epithelarten ineinander übergehen, wie Edinger angibt (1895, S. 16) für *Scyllium*:

»Das Epithel des hier dicht angrenzenden Saccus vasculosus ist wieder niederer gedrungen. Ich habe wiederholt Bilder von genau median liegenden Schnitten gesehen, in denen eine Öffnung aus der Hypophyse in den Saccus vasculosus zu führen schien. Aber das Epithel der einen grenzt so dicht an das der andern, daß es nur des Ausfallens weniger Zellen bei der Schnittführung bedarf, um eine solche Kommunikation künstlich zu erzeugen.« Und später 1908, S. 198:

»Das äußere Ende der Infundibularsackes verzweigt sich oft da, wo es sich in das Hypophysengewebe eintaucht, am stärksten bei *Hexanchus*, wo Infundibularschläuche weithin zwischen die Hypophysenschläuche eindringen. Bei *Lepidosteus* ist es fast ebenso. Noch hat niemand die Bedeutung des durch die ganze Wirbeltierreihe durchgehenden Verhältnisses zwischen den beiden Hirnteilen erkannt. Man hat aber manchmal den Eindruck, daß an einer der Hypophysis nahe anliegenden Stelle das Epithel des Infundibulums fehlt, daß hier eine Art Öffnung zwischen den Hypophysenschläuchen in das Gehirn führt.«

Für *Acanthias* kann ich nun bestimmt angeben, daß nirgends die Epithelien einen Zusammenhang zeigen, viel weniger noch die Hypophysenschläuche in offenem Verband mit dem Gehirn stehen.

Nicht allein, daß überall das Sinnesepithel des Saccus mit seinen Krönchenzellen deutlich zu erkennen war, auch in allen Falten, welche in das Hypophysengewebe eintauchten, sondern auch eine Schicht Nervengewebes und Blutcapillaren trennen beide Organe (siehe Fig. 12 u. 13). Das Hypophysenrohr, wie ich es nennen möchte, der sich nach vorn erstreckende Organteil, hat ein glattes Epithel, welches nur Flimmern trägt, keine Krönchen. Die Krönchenzellen im Saccus sind groß, bis 20 μ, die Anzahl der Knöpfchen beträgt nahezu 25, die Stützzellen tragen lange, 15—20 μ lange Flimmern, jede Zelle nur eine Flimmer, welche weit zwischen den Krönchen hervorragen.

Die Basalkörperchen der gestielten Knöpfchen sind deutlich zu erkennen, und die abgehende Fibrille habe ich außerhalb der Zellen bis in die kleinen Faserbündelchen verfolgen können, welche in der Wandung fast an jeder Stelle zutage treten (Fig. 13).

Nach v. KUPFFER (1905), in HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre, fängt bei *Acanthias*-Embryonen von 25 mm Länge der Saccus vasculosus schon an sich auszubuchten; ich habe nun Embryonen von 30 mm Länge (in gehärtetem Zustande) zur Untersuchung herangezogen. Einen Saccus gibt es bei den Embryonen noch gar nicht (Fig. 10). Die kleine Einsenkung der Infundibularwand, gleich über der sich eben vom Ectoderm lostrennenden Hypophyse, und unter der Chordaspitze ist eben die Stelle, welche später sich zu dem mächtigen Saccus ausdehnen wird, aber jetzt ist es noch kein Saccus, denn die ganze Infundibularwand trägt hier nur unverdickte Flimmern; auch war ich nicht imstande einen Unterschied zwischen den Zellen dieser flachen Einsenkung und derjenigen des übrigen Gehirnepithels aufzudecken.

Vergleichen wir nun einmal die Zeichnungen 10 und 11, die Gehirne des *Acanthias*-Embryo und das des Muränoidenembryos; so leuchtet es ein, wie verspätet die Saccusanlage des *Acanthias* den Muränoiden gegenüber ist. Hier ein langer Schlauch mit wohlausgebildeten Krönchenzellen und ein weites Blutgefäß, dem Sinus cephalicus dicht anliegend, da keine Spur von einer Aussackung, und nur ein einfaches embryonales Epithel an der Wandung. Kein einziges Blutgefäß legt sich noch an das Infundibulum, auch noch nicht bei 70 mm langen Embryonen des *Acanthias*, wie ebenfalls v. KUPFFER angibt (1905).

Es läßt sich nun vermuten, daß diese auffallende Verspätung mit dem Verbleiben im Mutterleibe der Embryonen zusammenhängt, da am Ende, wenn die jungen Tiere ins Wasser kommen, der Saccus schon ganz und gar fertig dasteht, wie ich am Gehirn 20 cm langer Embryonen feststellen konnte. Eine Bestätigung findet diese Meinung in zwei Angaben über *Torpedo*, welche viel weniger weit entwickelte Junge gebären.

Nach GENTES (1908) zeigen *Torpedo*-Embryonen, wenn sie nur erst 22 mm sind, schon einen Saccus infundibuli (siehe weiter unten) und darunter eine Infundibulardrüse, und auch die Falten treten früh auf, aber erst bei der Geburt erscheint »l'unistratification« der Drüse. Was mit dieser »unistratification« gemeint ist, weiß ich nicht zu sagen, da meines Erachtens das Saccusepithel niemals mehrere Zellen dick ist; von der ersten Anlage an setzt sich das Epithel nur aus einer Schicht von einigen Zellen zusammen. Jedenfalls scheint also auch der Saccus des *Torpedo* bei der Geburt fertig da zu sein, und auch frühzeitig legen sich Gefäße an, wie RAFFAELE (1892) angibt; bei 5,5 mm großen Embryonen sah er schon einen Sinus cephalicus. Bei einem andern Rochen. *Raja clavata* L., wird auch der Saccus schon früh angelegt. Bei 80 mm langen Embryonen wenigstens, mit noch großem Dottersacke, finde ich das Organ wohl ausgebildet; es gibt zwei große, aber noch ungefaltete Säcke, einen an jeder Seite der Hypophyse, welche nach vorn zusammenhängen und gleich vor dem Übergang in das Infundibulum einen einzigen weiten Sack darstellen, wie wir es auch bei *Acanthias* gefunden haben.

Auch hier verläuft ein Hypophysenrohr weithin nach vorn bis an das Chiasma opticum, am hinteren Ende entfaltet sich aber das Gewebe so mächtig, daß da für den Saccus gar kein Raum übrig bleibt. Nur eine ganz kleine, kaum merkliche Einbiegung der Wandung über der Hypophyse zeigt auch Krönchenzellen und gehört somit schon zu dem eigentlichen Saccus. Diese Zellen sind auch in den beiden seitlichen Säcken aufzufinden.

Später, bei 110 mm langen Embryonen, sind diese beiden Gebilde noch bedeutend gewachsen und es ragen schon Falten darin hervor, median ist der Saccus schon etwas weiter über die Hypophyse ausgesackt (Taf. XXXII, Fig. 32), und beim erwachsenen Tiere wird es sich hier unter der Gehirnbasis so weit ausdehnen, bis das Ende der Hypophyse erreicht wird, und damit sind hier die Verhältnisse ähnliche, wie wir sie bei *Acanthias* gesehen haben, nur ist die Faltenbildung hier weit größer und mächtige Gefäße dringen hinein. Der über der Hypophyse befindliche Saccusraum ist aber bei *Raja clavata* viel enger als bei dem genannten Hai.

Auch hier läßt der Unterschied zwischen den Epithelien des Saccus vasculosus und der Hypophyse nirgends ein Verwechseln zu, und eine aus Capillaren und Nerven zusammengesetzte Schicht trennt überall beide Gewebsarten.

Die Krönchenzellen sind bei *Raja* vielfach außerordentlich lang, bis 50 *μ*; die Köpfchen nur wenig hervorragend, 20 oder mehr eiförmige Knöpfchen tragend; die von den Basalkörperchen abgehenden Primitivfibrillen ziehen in mittels Goldchlorid gefärbten Zellen gerade durch das Plasma; die ganzen Bündelchen verlaufen meistens an einer bestimmten Seite der Zelle, ohne sich um die Kerne herum auszubreiten (Fig. 17, Taf. XXX). Da sie mittels Sublimatsalpetersäure fixiert waren, ist die Schrumpfung sehr gering, und daher meine ich auch, daß uns hier die normalen Verhältnisse vorliegen, daß also die

Fibrillenbündel überall gerade von oben bis unten durch die Zellen hindurchsetzen, ohne miteinander, auch nicht um die Kerne herum, in irgend einer Weise zusammenzuhängen oder sich zu verkleben und ein Netz zu bilden, wie man ohne weiteres aus Fig. 14 schließen würde. Die austretende Fibrille ist hier auch meistens eine Strecke weit unter das Epithel zu verfolgen.

Ich muß hier etwas weiter eingehen auf ein eigentümliches Gebilde der Selachier, den sogenannten Saccus infundibuli, und damit auch die sämtlichen Abschnitte des Infundibulums näher betrachten. Vorerst glaube ich, ist es unzweckmäßig, den Namen Infundibulum nur für die Aussackung über der Hypophyse anzuwenden; die ganze Höhlung des Hypothalamus ist damit zu benennen. Die Hypophysenhöhle wird verständlicher Recessus hypophyseos genannt, wie das auch schon vielfach geschieht. Weiter caudal gibt es nun in der Mitte die bekannten Höhlungen der Lobi laterales, welche als Recessus laterales einen entsprechenden Namen bekommen. Aber nun die Hinterwand des Infundibulums.

Es gibt hier wenigstens drei gut zu trennende Aussackungen. Erstens die zwei lateralen Höhlungen des Mammillarkörpers, die Recessus mammillares, ein Name, welcher zweckmäßiger ist als der von Goldstein (1905) angewendete »Recessus laterales«, welcher nur zu Verwirrung Anlaß gibt. Die Homologie dieser Gebilde mit der Mammillarhöhle der höheren Tiere, die Säuger und der Mensch nicht ausgenommen, ist vorderhand nicht anzuzweifeln.

Zwischen diesen beiden Recessus liegt der Zugang zu der zweiten Aussackung, dem Saccus vasculosus (dessen Hohlraum man Recessus saccularis nennen kann), ein alter Name und sehr zutreffend, weniger genau Infundibularorgan, und da er keine Drüse ist, keinenfalls Infundibulardrüse (Rabl-Rückhardt, 1883) zu nennen.

Über dem Saccus vasculosus nun liegt bei allen Fischen ein dritter caudaler Recessus, der Recessus posterior, welcher aber vielfach nicht berücksichtigt wird, wie ebenfalls die ganz eigentümliche Höhle, welche an dieser Stelle bei den Haifischen vorliegt und hier auch Saccus infundibuli genannt wird. Der Name Saccus infundibuli aber ist nun nicht zu gebrauchen, da hier vielleicht Verwechslung mit dem Saccus vasculosus stattfinden könnte.

Was ist nun dieser Recessus posterior?

Bei Teleostiern stellt er eine kleine mediane Aussackung dar. Bei *Zoarces* (Fig. 9, Taf. XXIX) ist er als eine fingerförmige Höhle über dem Eingang zu dem Saccus zu finden. Seine hintere und untere

Wandung, so weit man hier von einer unteren Wandung sprechen kann, sind epithelial. Bei der Forelle ist er ebenso vorhanden, aber noch viel deutlicher und setzt sich weit nach oben, über das Niveau der Mammillarräume (Fig. 4) fort. Wie schmal er ist, geht aus Fig. 29, Taf. XXXI hervor, wo man von oben hinein blickt, auch sieht man, daß die Hinterwand epithelartig ist. Einige Schnitte weiter nach oben verschwindet diese Höhlung. Auf Fig. 25 erblickt man diesen Recessus eben in seiner größten Ausdehnung nach oben, einige Schnitte weiter nach vorn, Fig. 26, ist noch der Zugang von dem Infundibularraum heraus zu sehen, und hier sind die Mammillarhöhlen bereits aufgeschnitten. Beide Querschnitte und der Horizontalschnitt sind leicht aus dem Längsschnitt in Fig. 4 herauszuholen; so wird man einsehen, daß wir es hier mit einem eignen Abschnitt des Infundibulums zu tun haben. Auf Fig. 4, ein gar wenig schiefer sagittaler Schnitt, wird er seitlich aufgeschnitten. Man kann sich leicht aus diesem Bilde den Medianschnitt herausdenken. Die dünne epitheliale Hinterwand läuft vor dem Saccus vasculosus fast senkrecht nach oben, die Spitze des Recessus ist ziemlich scharf, und die Vorderwand läuft dann wiederum schief nach unten und geht weiter in die hintere Infundibularwandung über. Ein ganz ähnliches Bild wie auf Fig. 29 habe ich im Horizontalschnitte von *Coregonus* bekommen, und auch bei *Gadus* und *Limanda* war dieser Recessus posterior sehr deutlich. Bei den Karpfen ist er auch aufzufinden, auf der Zeichnung weniger deutlich, aber es wird sofort begreiflich, wie weit diese Aussackung doch nach hinten fortrückt, wenn bald einige Schnitte an jeder Seite der Medianlinie, die viel mehr nach vorn gelegenen Höhlen der Mammillaria ersichtlich werden. Wie bei den Teleostiern, so habe ich auch bei den Selachiern ein so charakteristisches Bild wie Fig. 4 auf Sagittalschnitten überall bekommen, wo die drei verschiedenen Höhlungen in einem Schnitte aufgedeckt werden, der Recessus posterior, der Recessus mammillaris und das Infundibulum.

Da man hier an einer Stelle den oberen Recessus posterior und den unteren Recessus mammillaris erblickt, müssen beide verschiedene Gebilde darstellen, und dennoch wird stets bei den Selachiern die obere Höhlung mit dem Namen Recessus mammillaris belegt. Die eigentliche Mammillarhöhle (siehe Fig. 34, Taf. XXXII) und auch die Corpora mammillaria sind bei dem Haifische nur winzige Gebilde und stehen noch im weiten Verbande mit dem Infundibulum. Sie buchten sich also seitlich noch wenig aus, und von der Medianlinie entfernt bekommt man sie auf Sagittalschnitten bald gar nicht mehr zu sehen, nur nahe an der Mitte ist es möglich, alle drei Abschnitte, wie es für die Forelle abgebildet worden ist, mit einem Male aufzuschneiden. Dieser hintere mediane Recessus entfaltet sich nun bei den Haifischen und Rochen zu etwas ganz Eigenartigem. Von hinten schiebt sich diese breite Höhlung mit vielen Schläuchen nach vorn in das Hypothalamusgewebe, so etwa, als hätte man die gespreizten Finger beider Hände darein getaucht. Nach vorn endigen diese nebeneinander liegenden Schläuche blind, nach hinten hängen sie zusammen, und ihre ganze Höhlung steht mit dem Infundibulum in weitem Verbande. So kann man auf Querschnitten über dem Infundibulum bei *Acanthias* nicht weniger als zehn oder mehr runde Löcher in einem Bogen nebeneinander sehen, die Außenenden dieser genannten Schläuche (Fig. 35, Taf. XXXII). Eine dieser Höhlen ist auf Fig. 12, Taf. XXX aufgeschnitten, und auch auf Fig. 32, Taf. XXXII erkennt man in der dunklen Stelle, zwischen der Plica ventralis encephali und der Commissura posterior infundibularis inferior, die Zellenschicht, welche eine dieser Höhlen begrenzt.

Ich finde neben diesen Befunden nun bei Edinger (1895), S. 16, folgendes: »W. Müller beschreibt in seiner Arbeit über die Hypophyse und den Processus infundibuli cerebri diese Organe bei *Mustelus laevis*. Wenn ich seine Schilderung richtig verstehe, ist ihm der Saccus infundibuli nicht entgangen. Er bezeichnet ihn als mittlere Abteilung des Infundibulums, dessen hinterste ihm der Saccus vasculosus ist, und dessen vordere von den Teilen dargestellt wird, die oben als Infundibulum bezeichnet sind. Seitdem hat, wie es scheint, niemand mehr das eigentümliche Gebilde studiert.« Und in der Bemerkung: »Der Recessus posterior wird neuerdings auch von Gaskell beim Hundshai, beim Schafe und bei Ammocöten beschrieben.« Weiter sagt er S. 21, daß aus dem Recessus posterior der Haie bei den Rochen »ein eigner, nicht unbedeutender Hirnteil geworden ist. Einem langen Schlauche gleich ragt er hinten aus dem Infundibulum heraus und liegt zwischen Hirnbasis und Saccus vasculosus«.

Dies stimmt aber nicht; unter der Hirnbasis, wenigstens bei *Raja*, liegt nur der Saccus vasculosus als langer Schlauch, und dieser liegt auf der Hypophyse. Und S. 22: »Der Recessus posterior infundibuli wird schon früh angelegt . . . Er bleibt aber, wie es scheint, länger als andre Hirnteile im Wachstum stehen, wenn anders mich mein beschränktes Material nicht täuscht. Denn bei dem 11 cm langen Embryo und bei dem von 18 cm ist er noch immer unbedeutend. Erst bei den reifen Rochen (*Torpedo*) ist er zu einem mächtigen Gebilde geworden.« Nun finde ich dieses Organ bei den 11 cm langen Embryonen von *Raja* schon vorzüglich ausgebildet, weiß aber nicht zu sagen, inwieweit bei *Torpedo* andre Verhältnisse vorliegen.

Später, in seinen Vorlesungen (1908), ist die Abbildung der Trichterregion bei *Scyllium* wieder zu finden, aber der Recessus posterior ist jetzt in Recessus mammillaris umgetauft.

Aber die Recessus mammillares sind zwei seitliche Aussackungen, und will man die hier so genannten Gebilde den Mammillaria der Teleostier gleichstellen, so muß man das Bild der Selachier (Fig. 34) gerade auf dem Kopf sehen; erst dann kommen die Mammillarhöhlen unten an richtiger Stelle zu liegen. Auch gestatten die Verhältnisse zu den beiden Fasersystemen des Saccus vasculosus es nicht, die Sache so umgekehrt zu sehen, nur wenn man die obere Höhlung als Recessus posterior und die kleinere untere als Recessus mammillaris auffaßt, kommen diese beiden Systeme in gleicher Lage bei den beiden Tiergruppen, und gehen die efferenten Fasern unter oder etwas neben dem Recessus posterior und die afferenten Fasern unter die Recessus mammillares (siehe zweites Kapitel und Fig. 4, 26, 34 u. 36). Es gibt also bei allen Fischen über dem Saccus vasculosus noch eine caudale Aussackung des Infundibulums, der Recessus posterior, bei den Selachiern ein weiter vielfach geteilter Sack, bei den Teleostiern ein viel kleinerer Abschnitt, dessen caudale Wand dünn und rein epithelial ist.

Denkt man sich in Fig. 34 die Höhlungen so weit eingeengt, daß die Recessus laterales geschlossene Röhren bilden, der Recessus posterior nur eine enge Spalte und die Mammillaria etwas größer werden, so bekommt man in richtiger Lage Verhältnisse, wie die Teleostier sie uns zeigen. Tatsächlich sind bekanntlich alle Hirnräume bei dem Hai noch viel geräumiger, aber es sind vornehmlich die Fasersysteme, welche mit ihrem Verlauf die Sache entscheiden, und wie ich glaube, nur in der geschilderten Weise.

Dieser eben aufgestellte Satz ist von größter Bedeutung, und dieses leuchtet sofort ein, wenn wir jetzt die

Petromyzonten

untersuchen. Zwei entgegengesetzte Meinungen sind hier ausgesprochen. So sagt Bela Haller (1896): »*Petromyzon* fehlt ein Saccus vasculosus vollständig.« Und Johnston (1902) meint, der ganze dünne, epitheliale Boden des Hypothalamus ist der Saccus vasculosus, und wiederum Schilling (1907): »Nach unten und hinten setzt der Recessus infundibularis sich in eine epitheliale Ausbuchtung fort, die sich noch in die knorpelige Schädelkapsel hinein erstreckt und als Vorstufe des Saccus vasculosus angesehen werden darf, obwohl der Name hier kaum am Platze ist, da die reiche Vascularisation, welche dieses Organ bei den höheren Fischen hat, hier noch, soweit ich sehe, fehlt.«

Nun ist der ganze Boden des Hypothalamus, wenigstens bei *Petromyzon fluviatilis* L., rein epithelial, die niedrigen Zellen tragen aber weder Köpfchen noch Krönchen, auch nicht an der hinteren Wand. Hier sind es nur lange Flimmern, welche ins Innere hineinhängen, die Oberfläche der Zellen ist aber platt. Zwischen diesem Teil des Infundibulum und der dicht anliegenden Hypophyse sind nur einige kleine Gefäße von capillarer Weite zu sehen. Ein Saccus vasculosus fehlt also *Petromyzon* ganz; es gibt hier keine Sinneszellen in der hinteren Infundibularwandung, und auch JOHNSTON (1902) erwähnt das Fehlen von Ausläufern der Zellen und von Flimmern, auch gelang es ihm nicht, eine einzige Zelle mittels der GOLGI-CAJALschen Methode tingiert zu bekommen. Aber über dieser besprochenen Ausbuchtung kommt noch eine zweite Aussackung vor, diese hat also Recessus posterior zu heißen und der untere Recessus saccularis, wenn man hier überhaupt von einem Recessus reden kann; es ist die hintere Wand des Infundibulums, weiter nichts. Aber dennoch ist hier wirklich die Stelle, wo sonst der Saccus vasculosus anfängt. Auch könnte man sagen, es ist der Recessus hypophyseos, da die ganze Aussackung in das Hypophysengewebe eingetaucht ist. So tut es auch RETZIUS (1893), wenn er sagt, daß *Myxine* ein Saccus vasculosus fehlt, aber ein Recessus hypophyseos vorkommt. Schon oben habe ich für die Haifische auseinander gesetzt, daß man auch da eigentlich nicht einen Recessus hypophyseos ausfindig zu machen weiß, und so auch bei *Petromyzon*, wo die Verhältnisse noch viel einfacher liegen und die verschiedenen Abschnitte des Infundibulums sich noch viel weniger ausgebildet haben. Auch entwicklungsgeschichtlich wird kein Saccus angelegt; wir finden darüber bei v. KUPFFER in HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre (1905), daß bei 3 mm langen *Ammocoetes* auch keine Infundibularaussackung zu sehen ist; erst bei 15 cm langen Exemplaren hat sich endlich eine kleine Aussackung entwickelt, von v. KUPFFER »Saccus infundibuli« genannt. Ist nun der Recessus posterior oder der Recessus saccularis damit gemeint? Jedenfalls ergibt sich, daß bei den Larven das Organ keine höhere Stufe erreicht als beim erwachsenen Tier. Es fehlt also den Petromyzonten ein Saccus vasculosus, die hintere Infundibularwand weist aber zwei Ausbuchtungen auf, die obere ist der Recessus posterior infundibuli, die untere der Recessus saccularis und zugleich der Recessus hypophyseos.

Amphibien.

Früher war die Meinung, es käme auch den Amphibien ein Infundibularorgan zu, weit verbreitet. Edinger (1895) sagt, daß man lateral und caudal, weiter nach hinten auch ventral von der Hypophyse einen Saccus vasculosus findet und daß dieser Sack entwicklungsgeschichtlich nichts andres sein kann als eine Ausstülpung der caudalen Infundibularwand. Aber den Eingang in das Infundibulum gelang es ihm nicht zweifellos festzustellen; nun, einen solchen Eingang gibt es auch nicht. Was Edinger mit dem Namen Saccus vasculosus belegt hat, ist nur ein Teil der Hypophyse, wie aus den Abbildungen hervorgeht, und teilweise vielleicht auch der Saccus endolymphaticus, wie Gaupp (1899) annimmt. Dann hat sich Bela Haller (1896) ebenfalls geirrt, *Rana* einen Saccus zuzuschreiben; er sagt weiter, *Proteus* fehlt ein Saccus vollständig, bei *Triton taeniatus* sollte erst ein hohler Sack angelegt werden, welcher später aber zuwachsen würde; weniger entwickelt ist der Saccus bei *Triton alpestris*, wiederum weniger bei *Salamandra maculosa*. Der Saccus von *Rana* ist auch hier teilweise der mittlere Abschnitt der Hypophyse, teilweise der Saccus endolymphaticus; auf der Abbildung werden sogar diese beiden Gebilde zusammen und mit dem Infundibulum in offener Verbindung gezeichnet, was wirklich niemals der Fall ist. Auch habe ich junge Tritonen, *Molge vulgaris* L., untersucht, 1 und 2 Tage alt; das Infundibulum war nicht ausgesackt über der Hypophyse und das Infundibularepithel ist ganz niedrig, und keine Gefäße legen sich dicht heran oder zwischen diesen Gehirnteil und die Hypophyse, und auch bei Larven von 4 und 4,5 cm Länge finde ich nur einen Recessus hypophyseos, wie ebenfalls bei erwachsenen Tieren. Und die hintere Infundibularwand trägt niedriges Epithel ohne Köpfchen und ohne geknöpfte Haare. Ein Saccus vasculosus ist also gar nicht aufzufinden, und ein solcher wird auch bei *Rana esculenta* L. niemals angelegt. Bei 5 mm großen Fröschen sind keine Ausstülpungen an der hinteren Infundibularwand zu erblicken, das Epithel ist platt, keine größeren Zellen mit Flimmerköpfchen, die Hypophyse liegt nur unter dem Infundibulum; später wächst sie auch nach hinten und umgreift dann dieses ganze Gebilde mit ihrem Gewebe. Bei 7,7 mm langen Larven ist sie schon bis an die Chorda fortgeschritten, das Infundibulum ohne caudale Ausbuchtung seines Epithels mit kubischen Zellen bekleidet, die Oberfläche platt mit Flimmern besetzt, und ähnliches finde ich bei 20 mm langen Tierchen.

Wie gesagt, gibt schon BELA HALLER (1896) an, daß auch *Proteus* ein Saccus vasculosus fehlt, und dieses finde ich bestätigt von HIRSCH-TABOR (1908), welcher S. 722 sagt: »Es fehlt ein gefalteter Saccus vasculosus, zwei kleine Blutgefäße treten an die hintere Seite des Recessus infundibularis heran,« und nach BURCKHARDT (1891) wird auch bei *Ichthyophis*, *Salamandra*, Axolotl und *Triton* niemals ein Saccus angelegt; die hintere Infundibularwand ist nur epithelial, auch LUNDBORG (1894) hat keine Anlage eines Saccus bei 25 mm langen *Siredon*-Larven auffinden können. Nur KINGSBURY (1895) spricht noch von einem Saccus vasculosus bei *Necturus*, wo sich über die Hypophysenausstülpung dorsal nach hinten die epitheliale hintere Infundibularwandung etwas aussackt. Inwieweit hier ein Recessus saccularis vorliegt, ist nicht zu sagen, eher glaube ich dieses Gebilde als Recessus posterior auffassen zu müssen, da es nur eine Aussackung hier gibt und diese auch hier wohl keine Sinneszellen trägt.

Bei den Amphibien gibt es also keinen Saccus, auch wird er nicht angelegt, eine sich in die Hypophyse eintauchende Ausstülpung des Infundibulums ist der Recessus hypophyseos; eine etwa vorhandene caudale Aussackung über demselben ist als Recessus posterior zu deuten.

Zusammenfassung.

Der Saccus vasculosus der Fische ist ein Gehirnteil, welcher sich entwickelt als Ausbuchtung der hinteren epithelialen Infundibularwand. Eine sackartige Ausstülpung schiebt sich hier nach hinten unter die Gehirnbasis gegen die Chordaspitze und über das Basisphenoid, um sich mit der Hypophyse in die Sattelgrube dieses Knochens, die Sella turcica, zu legen. Frühzeitig wandeln sich in diesem Organ die Gehirnwandzellen in eigenartige, für den Saccus vasculosus charakteristische Ganglienzellen, die Krönchenzellen, um. Die einfachen, mehr oder weniger kubischen oder platten Zellen des Epithels des Infundibulums, mit nur einigen wenigen Flimmern auf ihrer Oberfläche, werden dann zu runden bauchigen Sinneszellen mit großen Kernen. Zellen dieser Art sind schon bei Muränoidenembryonen zu erkennen, wenn sich die ventrale Gehirnwandung noch gar nicht zu einem Infundibulum herausgestülpt hat. Später vermehren diese großen Zellen sich fortwährend nach unten und hinten, indem andre zwischen ihnen als Stützzellen nur eine dem Entwicklungsstadium der ersten angepaßte Form bekommen, und die großen Zellen bald ihr Plasma als kleine runde Köpfchen im Innern der Infundibularhöhlung hervorstecken; die Haare verdicken sich allmählich, werden erst keilförmig, wie ich es bei Muränoiden und bei der Forelle beobachtet habe, und zuletzt, wenn die Zellen vollständig ihre Form erreicht haben, steht auf jeder ein feines Krönchen von geknöpften Haaren, deren Anzahl je nach der Fischart zwischen 20 und 30 wechselt. Diese Knöpfchen sind meist nur wenig kürzer als die Stielchen, an welchen sie sitzen. Die Sinneszellen samt den Krönchen sind von 12 μ (bei *Limanda flesus* L.) bis 50 μ (bei *Raja clavata* L.) lang. Der Vermehrung der Haare ist eine Vermehrung der Basalkörperchen, auf welche sie eingepflanzt sind, vorausgegangen. Noch vor der Umwandlung der Haare sieht man von diesen Basalkörperchen feine Fäden durch das Zellplasma nach den Kernen ziehen, und als kurzer Ausläufer ist das Plasma unter der Zelle zu verfolgen. Beim erwachsenen Tiere setzen diese Fäden sich um die Kerne herum fort bis in diesen Ausläufer, welcher als einheitliche starke Nervenfaser von jeder Sinneszelle bis außerhalb des Saccus zu erkennen ist, wenn man mittels der Silberimprägnationsmethode und Kaliumbichromicum-Osmiumsäure nach GOLGI-CAJAL arbeitet.

Alle Zellen sind vom Saccusraum durch einen mittels Hämatoxylin stark färbbaren Cuticularsaum abgeschlossen, nur die Krönchenzellen stecken durch ebensoviele Löcher in diese Cuticularplatte ihre nackten Plasmaköpfchen und Haare ins Innere hervor. In vielen Hinsichten stimmen also diese Sinneszellen in Entwicklung sowie im Bau mit den Zellen des Riechepithels und der Retina überein. Auch diese Epithelien entstehen als Aussackungen der ersten Gehirnhöhle, und die Riechzellen und Ganglienzellen der Retina sind ebenfalls umgewandelte Zellen der inneren Gehirnwand. Auch vergleicht JOHNSTON die Zellen mit den Haarzellen des CORTIschen Organs. Aber vornehmlich mit dem Riechepithel ist die Übereinstimmung ganz zutreffend. Sehen wir die Bilder, welche BALLOWITZ (1905) vom Riechepithel des *Petromyzon* gegeben hat. Zwischen den Stützzellen stecken hier die Riechzellen auch Plasmaköpfchen mit Haaren besetzt hervor über eine Schlußleiste, nur sind die Härchen ganz unverdickt an ihrem Ende, aber auch hier sind von den Basalkörperchen abgehende Fäden vorhanden. Die Ähnlichkeit ist eine so große, daß man das Bild für ein Wandstück des Saccus vasculosus halten könnte, und dies ist wiederum ein Beweis, daß wir es hier mit Sinnesepithel zu tun haben und daß keine Drüse vorliegt. Niemals wurde ein Secret gesehen, noch die Zellen in irgend einer absondernden Tätigkeit beobachtet. Da man bei weniger gut gelungener Härtung die Knöpfchen von den Stielchen getrennt im Saccusraume findet und auch die Form der Zellen und die Beschaffenheit des ganzen Organs mit seinen vielen Falten und der reichen Blutversorgung drüsenartig ist, ist die Meinung, daß man hier eine Drüse vor sich hat, weit verbreitet, aber aus der Entwicklung dieser Krönchenzellen, aus ihrer Form bei guter Fixation und wenn das Epithel lebend untersucht wird, geht hervor, daß es Sinneszellen sind, welche sich nicht nur mit Silber, Osmium und Goldchlorid färben, sondern auch vielfach die imprägnierten Krönchen, Basalkörperchen und die Primitivfibrillen erkennen lassen. Ich darf hier noch etwas weiter eingehen auf eine Sache, wodurch vielleicht die übereinstimmende Form dieser Zellen mit Drüsenzellen eine Erklärung findet. Botezat (1909) hat nämlich die Ähnlichkeit der Tastzellen in der Hornpapille der Vögel mit serösen Drüsenzellen gezeigt und meint, diese Tastzellen wirken so, daß sie unter Druck ein Secret secernieren, welches auf die Nervenendungen einwirkt und hier eine Änderung hervorruft. Gleiche Wirkung sollte sich vorfinden bei den Geschmackszellen, den Stäbchen und Zapfenzellen der Retina, den Haarzellen des Gehörorgans, den Sinneszellen, der Endhügel und der Lateralorgane. Aber alle diese Zellen sind keine eigentlichen Ganglienzellen, keine echten Sinneszellen wie die Saccuszellen, die Riechzellen und Ganglienzellen der Retina, sondern die Nervenendungen legen sich nur an die Zellen, entstehen nicht als echte Neuriten als Ausläufer ihrer Plasmas. Doch mag auch bei den großen Plasmaleibern der Krönchenzellen eine Art chemischer Prozeß stattfinden, welcher sich wohl nur innerhalb der Zelle abspielt und auf die darin verlaufenden Neurofibrillen einwirkt.

Da ich nun die gestielten Knöpfchen der Krönchenzellen sich niemals bewegen sah und auch die Primitivfibrillen sich bis an die Basalkörperchen fortsetzen, so sind diese Haare keine motorische, sondern receptorische. Schon oben habe ich die Vermutung geäußert, daß die Primitivfibrille bis in die Stielchen geht und in deren dickem Ende ein feines Fibrillarnetz bildet. Da nun Peter (1899) unzweideutig gezeigt hat, daß Flimmern sich nur bewegen, wenn die Basalkörperchen vorhanden bleiben, und Kern und Plasma und auch den herantretenden Fibrillen für die Bewegung keine Bedeutung zukommt, ist man wohl genötigt einen Unterschied anzunehmen zwischen Flimmern und den Krönchen, welche sich nicht bewegen; hier müssen die eintretenden Neurofibrillen wie bei den Riechzellen von größter Bedeutung sein, und sind die Basalkörperchen hier sicher keine kinetischen Centren der Bewegung im Sinne Peters.

Bisher waren die Krönchenzellen des Saccus vasculosus niemals genau beschrieben worden, nur Boeke hat sie gesehen bei den eben ausgeschlüpften Muränoidenembryonen und später beim erwachsenen Aal. Herrick (1891) sah ein Flimmerepithel bei *Carpiodes*, und Johnston (1902) erwähnt die Anwesenheit von Sinneszellen in dem Saccus bei *Acipenser*, sah aber auf einer Erhabenheit des Plasmas nur "a great tuft of cilia", also nicht die Knöpfchen am Ende derselben. Gleiche Zellen hat er bei *Cottus* gefunden und in dem schmalen Saccus von *Amiurus*. Auch ihm ist die Golgische Imprägnation selten gelungen, und soweit ich erkenne, hat er keine andern Methoden für das Saccusepithel angewendet; so ist es erklärlich, daß er nur Flimmern sah, denn daß bei den drei untersuchten Formen keine Krönchen vorhanden seien, ist nicht glaublich. Außerdem sollten solche Sinneszellen, also auch mit "a great tuft of cilia" nach ihm in den größeren Blutgefäßen des Gehirns vorhanden sein. Nun habe ich dieser Angabe wegen in andern Gehirnteilen diese Krönchenzellen gesucht, aber war nicht imstande, sie weder in der Wandung größerer Gefäße noch in dem Epithel des Plexus chorioideus aufzufinden und kann nun die Anwesenheit dieser Zellart außerhalb des Saccus vasculosus bestimmt verneinen.

Studnička (1900) hat bei *Scyllium*, *Spinax*, *Raja*, *Acipenser*, *Anguilla*, *Lophius* und *Annarhichas* auch diese Sinneszellen beschrieben, genauer wie die älteren Autoren, beobachtete auch die gestielten Knöpfchen, aber deutete sie als austretende Secrettröpfchen. Damit wird es sehr wahrscheinlich, daß auch bei *Acipenser* die Cilia an ihrem Ende Verdickungen tragen. Lundborg glaubt an die Drüsennatur des Saccus aber so gewiß, daß er sogar den Namen »Saccus vasculosus« in hohem Grade unzweckmäßig findet; da er auch die reiche Blutversorgung des Organs verneint. Der alte Name Gottsches (1835) nach Cuviers »appendice membraneux vasculeux« aufgestellt, ist beizubehalten und nicht wiederum durch einen neuen Namen zu ersetzen.

Frühzeitig angelegt wird dieses Sinnesorgan bei den Muränoiden und den Anguilliden; und bei allen Fischen, wo das Organ eine beträchtliche Ausbildung bekommt, ist es wohl immer gleich bei der Geburt schon funktionsfähig. Verspätet finde ich die Anlage bei *Cyprinus*, wo auch beim erwachsenen Tiere nur ein ganz dürftiger Saccus zu finden ist, und bei *Acanthias* und vielleicht auch bei den übrigen lebendig gebärenden Haien. Hier ist in Stadien, wo anders schon die Aussackung des Infundibulums und vollständig ausgebildete oder sich entwickelnde Krönchenzellen zu erblicken sind, noch gar keine Andeutung eines Saccus vasculosus vorhanden, und ebenfalls fehlen hier noch größere Blutgefäße, welche sich an das Infundibulum sonst anlegen. Viel früher wenigstens muß sich der Saccus bei *Raja* und *Torpedo* entwickeln, und auch bei 4 Wochen alten Stören ist die Infundibularaussackung schon weit nach hinten fortgeschritten und weist schon drei fingerförmige Ausstülpungen auf, wie v. Kupffer in Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre, angibt. Nicht nur die Anlage, sondern auch die Ausbildung des Saccus ist bei den verschiedenen Fischarten sehr ungleich. Schon oben habe ich den Satz aufgestellt, daß es bei den Seefischen einen großen falten- und blutreichen Saccus vasculosus gibt, daß er weniger faltenreich und kleiner war bei den Bewohnern der Flüsse und sogar verschwindet bei den Fischen der Binnengewässer. In der Literatur finde ich teilweise eine Bestätigung dieses Satzes, aber auch einige Befunde damit in Widerspruch. Daß *Myxine* und *Petromyzon fluviatilis* keinen Saccus vasculosus haben, ist wohl gewiß, aber ob er *Petromyzon marinus* fehlt? Angaben habe ich darüber nicht auffinden können, und leider sind mir auch keine Seelampreten zur Untersuchung gekommen. Die Haifische haben alle einen recht schönen Saccus und auch die meisten Seeteleostier. Ich finde bei Malme (1891), welcher eine große Anzahl Fischgehirne äußerlich untersucht und beschrieben und viele auch abgebildet hat, folgendes:

Einen wohl ausgebildeten Saccus vasculosus weisen die Percidae, Sparidae, Scorpaenidae, Trachinidae, Cottidae, Cataphracti, Gobiidae, Cepolidae, Blenniidae, Labridae, Gadidae, Scopelidae und Salmonidae auf. Für die Flüsse bewohnenden *Perca* und *Trutta* habe ich gezeigt, inwieweit hier der Bau des Saccus nicht übereinstimmt mit dem der Seeteleostier.

Kleiner ist er bei *Corvina nigra* C. V., den Carangidae, *Peristethus, Dactylopteris, Sphyraena jello* C. V., den Siluridae (*Ictalurus lophius* Cope und *Macrones gulio* Ham.), den Clupeidae und *Tetraodon lunaris* Bleck., und er soll fehlen den Atherinidae, Mugilidae, Cyprinidae (außer vielleicht *Cobitis taenia* L.), Esocidae und Scombresocidae. Er sagt bei *Acanthurus* gibt es keinen Saccus und auch nicht bei *Scomber*, wie auch bereits Gottsche (1835) betont hat; bei einer andern Scomberide, *Elacate nigra* Bl., ist er aber wiederum, groß, wie aus der Abbildung hervorgeht; ebenso fehlt er *Agonostoma*, vielleicht *Lepadogaster candollei*, *Esox*, *Belone vulgaris* Flem., *Hemirhamphus intermedius* Cant, *Exocoetus* und *Erythrinus*. Man sieht, es gibt auch Seefische ohne Saccus; nun ist das Fehlen wohl nur ein äußerlich erkennbares Fehlen, da hier wie bei den Cypriniden der Saccus vasculosus vielleicht nicht ganz und gar verschwunden ist, sondern seiner Kleinheit wegen zwischen den Lobi laterales versteckt bleibt. Nur der Angabe über *Mugil* kann ich beistimmen, äußerlich ist hier kein Saccus aufzufinden, wenigstens bei *Mugil cephalus* Cuv. So hat es auch GENTES (1907 a) gefunden.

Merkwürdigerweise ist *Mugil* eine Art, welche meist nur im seichten Wasser der Meeresbuchten vorkommt. Andre Arten, bei welchen der Saccus fehlen sollte, wie *Scomber* z. B., kommen dennoch in beträchtlicher Tiefe vor. GENTES erwähnt auch noch (1907 *b*), daß das Organ bei *Mullus* reduziert ist. Nach GIERSE (1904) ist der Saccus aber bei dem Tiefseefisch *Cyclothone acclinidens* gut ausgebildet und ebenso bei den drei Tiefseefischgehirnen, welche von TROJAN (1906) beschrieben sind, bei zwei von diesen ist er sogar außerordentlich entwickelt. So sagt er S. 229 von *Leucicorus lusciosus*: »Unter allen Teilen des Hypothalamus ist der Saccus vasculosus der größte. Es ist der basale Teil des Infundibulums aufs reichlichste mit Blutgefäßen versorgt und in seinem mittleren Teile so breit wie der Thalamus. Die äußerst mannigfach verzweigten Hohlräume in seinem Innern hängen mit den Infundibularhöhlen und somit auch mit dem Ventriculus tertius zusammen.« Und S. 248 von *Bassozetus nasus*: »Der Hypothalamus steht an Volumen dem Thalamus nicht nach. Waren es jedoch bei *Mixonus* die Lobi inferiores, die an seiner Zusammensetzung den Hauptanteil hatten, so ist es hier der Saccus vasculosus«, nur bei diesen *Mixonus caudalis*, S. 241, heißt es: »Der Saccus vasculosus ist unbedeutend und scheint zwischen den mächtigen Lobi inferiores nahezu ganz unterdrückt. Das Lumen des Infundibulums findet in ihm central seine Fortsetzung, die Wände sind reich gefaltet und mit vielen Blutgefäßen versorgt«, aber diese Unbedeutendheit ist nur verhältnismäßig gering, was die riesenhafte Entwicklung des Saccus bei den zwei andern Arten betrifft, da man aus der Abbildung ersieht, daß er indessen auch bei *Mixonus* noch ansehnlich genug ist und dem Saccus von andern Seeteleostiern an Größe nicht nachsteht.

Die Dipnoi haben wohl kein oder ein ganz rudimentäres Infundibularorgan. BING und BURCKHARDT (1905) schreiben dem *Ceratodus* keines zu, nur eine riesenhafte Hypophyse und einen Infundibulartrichter, also ein Recessus hypophyseos werden geschildert. Caudal davon ist aber die hintere Indifunbularwandung dünn und etwas gefaltet; inwieweit in diesen Falten nun auch Sinneszellen vorhanden sind, ist nicht zu sagen, aber wahrscheinlich ist es nicht. Frühzeitig treten jedenfalls diese Faltungen der Hinterwand nicht auf. Aus einer Abbildung des Gehirns von *Protopterus* nach BURCKHARDT in GEGENBAURS vergleichender Anatomie der Wirbeltiere (1898) kann man ersehen, wie auch hier gleiche Verhältnisse wie bei *Ceratodus* vorliegen, auch hier zeigt die hintere Infundibularwandung über dem großen Recessus hypophyseos zwei kleine Falten; sind dies nun Falten eines Recessus posterior des Infundibulums oder haben wir hier wirklich einen Sinnesepithel tragenden kleinen Recessus saccularis?

Auch die Polypterinen haben keinen Saccus vasculosus, wenigstens gibt WALDSCHMIDT (1887) für *Polypterus bichir* an, daß er hier fehlt, aber auf einer Zeichnung nach KERR[1] in RAY LANKESTERS Treatise on Zoology, Part IX (1909), kommt ein mächtiger Saccus vor; die äußerst spärlichen Höhlungen und die Gewebsart lassen aber vermuten, daß die Hypophyse hier gemeint und ein Saccus nicht da ist, wie auch bei zwei andern Bewohnern von Binnengewässern, *Lepidosteus* und *Amia* das Organ ganz klein bleiben soll; dagegen ist er bei *Acipenser*, wie es besonders durch JOHNSTONS Arbeit klargelegt ist, vorzüglich ausgebildet.

Was weiter bei den Amphibien wohl als Saccus vasculosus gedeutet ist, hat sich herausgestellt nur Hypophyse zu sein, und ein sogenanntes Rudiment, nur ein Recessus posterior. Denn außerhalb des Saccus entwickelt sich aus der hinteren Infundibularwandung noch eine zweite dorsale und mediane kleine Ausbuchtung bei allen Fischen, welche sich bei den Haien und Rochen zu einem ganz eigenartigen System vieler nebeneinander liegender und miteinander zusammenhängender Höhlungen ausgebildet hat und hier auch Saccus infundibuli genannt wird, welche Höhlungen aber fälschlich als Recessus mammillares gedeutet werden. Die eigentlichen Recessus mammillares der Haifische sind nur sehr klein und können gleichzeitig mit den Recessus posterior, auf Sagittalschnitten angeschnitten werden, ganz wie es bei den Teleostiern möglich ist. Hier ist aber der genannte Recessus viel kleiner, hat eine ganz epithelartige Hinterwandung, gleich über dem Eingang zu dem Saccus. Mit diesem Recessus posterior nun kann man nur die hintere Infundibularaussackung bei den Amphibien vergleichen, denn Sinneszellen werden hier nirgends aufgefunden, und wenn v. KUPFFER sagt, daß sich bei Reptilien (*Anguis fragilis* und *Lacerta*) und Vögeln noch ein kleiner runder Saccus entwickelt (Hertwigs Handbuch), so ist dies auch hier nur ein Recessus posterior, obgleich auch Kappers (1907) in seiner Arbeit über das Gehirn der Ganoiden, beiläufig sagt, daß ein Saccus vasculosus bei den wasserbewohnenden Reptilien vorhanden ist, was aber einstweilen nicht anzunehmen ist. Und gewiß ist die bei den Säugern und dem Menschen beschriebene Aussackung des Infundibulums zwischen den Mammillaria kein Homologon des Saccus, sondern nur ein Recessus posterior der hinteren Wandung. So spricht Retzius (1895) von einer Eminentia und Recessus saccularis, und auch Grönberg (1902) meint, der Processus infundibuli bei *Erinaceus* sei homolog dem Saccus vasculosus oder wenigstens dem vorderen Teil desselben. Richtiger hat schon Gaskell einen Recessus posterior erwähnt bei *Ammocoetes*, Hundshai und Schafen.

---

[1] KERR, Budgett. Mem. Vol. London 1907. Die Arbeit habe ich nicht gesehen.

Es sind also bei den Vertebraten nur die Fische, welche einen Saccus vasculosus aufweisen; bei den übrigen ist nur ein auch den Fischen zukommender Recessus posterior infundibuli vorhanden.

Aber gibt es bei den niederen Tieren noch ein Homologon?

Erstens *Amphioxus*. Hier ist es schon Boeke (1902) gelungen, das Homologon aufzudecken; das Infundibularorgan liegt an derselben Stelle wie der Saccus vasculosus bei den höheren Tieren, und hat auch seine Sinneszellen. Neurofibrillen treten in jede Zelle ein und endigen am oberen Ende in den Basalkörperchen, worauf die Cilien, meist zwei, eingepflanzt stehen. Er sagt S. 404: »In der ventralen Wand des Hirnventrikels von *Amphioxus* von 15—48 mm Länge ist an einer bestimmten Stelle ein vollkommen scharf getrennter, organartig differenzierter Abschnitt des Ventrikelepithels nachzuweisen; die Stelle, an der er vorkommt, entspricht der Infundibularregion der höheren Vertebraten. Ich bezeichne dieses differenzierte Epithel als das Homologon des Infundibularorgans der höheren Vertebraten. Das Infundibularorgan würde also älter sein als die Infundibularausstülpung, welche erst gleichzeitig mit den Hirnkrümmungen erscheint.« Und später (1908) heißt es S. 476: »Daß das Infundibularorgan eine bestimmte, wichtige Rolle spielen muß in der Entwicklung wie im Organismus des erwachsenen Tieres, geht schon daraus hervor, daß es sehr früh auftritt, bald zu einer bestimmten Entwicklung gelangt und während des ganzen Lebens sich auf der hohen, immer gleich bleibenden Entwicklungsstufe erhält. Schon bei Larven von 1,5 mm Länge und mit nur drei primären Kiemenspalten, ist das differenzierte Epithelium deutlich in Quer- und Längsschnitten sichtbar.« Merkwürdigerweise ist bei diesen jungen Larven der Neuroporus noch offen, wenn die Sinneszellen schon ausgebildet sind. Es ist hier das Infundibularorgan noch in einem Stadium wie es auch bei ganz jungen Muränoidenembryonen aufgefunden wird. Hier ist auch schon, bevor die Infundibularaussackung auftritt, an den vorhandenen Sinneszellen in dem Ventrikelepithel, die Stelle zu erkennen, wo später der Saccus vasculosus auswachsen wird.

Zuletzt kommen auch noch die Tunicaten für eine Vergleichung in Betracht, und es sind hier Flimmergrube und Neuraldrüse, welche einstweilen für Homologa der Hypophyse und Infundibularorgane gehalten sind. v. Kupffer (1894 *a*) stellt den vorderen neurenterischen Kanal der Tunicaten und die sich daran entwickelnden Drüsen nur mit dem cerebralen Anteil der Hypophyse, d. h. mit den Infundibularfortsätzen und den Infundibulardrüsen in Vergleich. Später hat Metcalf (1900) diese Sache eingehender besprochen. Eine Flimmergrube ist bei allen Tunicaten vorhanden (bisweilen nicht bei *Phallusia mammillata*) und wird durch Gehirnfasern innerviert, daher auch von vielen Autoren als ein Sinnesorgan bezeichnet; unter diesen ist es Hunter gelungen, diese Flimmerzellen und die abgehenden Fasern mittels Methylenblau zu färben und so ihre Sinnesnatur festzustellen. Bei den Larven wird nun die Flimmergrube frühzeitig als eine Ausstülpung des Gehirnepithels angelegt; später erst bricht sie in die Mundhöhle durch. Diese Stelle wird von einigen Autoren für den Neuroporus gehalten, und die Flimmergrube als Homologon der Riechgrube des *Amphioxus*, als Riechorgan gedeutet (van Beneden und Julin). Aber wie Seeliger (1898—1904) richtig betont hat, gibt es keinen einzigen Anhaltspunkt für die Meinung, daß hier wirklich der frühere Neuroporus vorliegt, und bevor die Flimmergrube durchbricht, ist die Übereinstimmung in Anlage und Bau mit dem Infundibularorgan des *Amphioxus* und dem Saccus vasculosus der Fische eine so große, daß wir hier eine Homologie wohl nicht verneinen können. Die Beziehungen zu der Neuraldrüse, welche mit gutem Rechte von Julin und auch von Metcalf als Homologon der Hypophyse bezeichnet wird, da sie, wie bei den höheren Tieren teilweise aus dem centralen Gehirnrohr, teilweise von der Pharynxwand herausgebildet wird, scheinen aber im Widerspruch mit dieser Homologie zu stehen, denn die Flimmergrube liegt vor der Neuraldrüse, der Saccus vasculosus hinter der Hypophyse. Aber die Lage der Hypophyse ist keine bestimmte. Bei den Haien reicht sie vielfach weiter nach hinten als der Saccus, und da sie kein bestimmter Gehirnteil ist, sondern die Pharynxausstülpung sich nur dem Gehirn anlegt, so darf der Stellung der Neuraldrüse zu der Flimmergrube nicht zu große Bedeutung beigemessen werden. Die Homologie der Flimmergrube mit dem Infundibularorgan halte ich also nur aufrecht für das noch geschlossene Gehirn der Larven; der Durchbruch bei den älteren Tieren in den Pharynx ist wohl sekundär, und wie weit hiermit die Funktion sich auch ändert, ist nicht zu sagen, allein, bevor die Öffnung nach außen auftritt, hat die Flimmergrube wohl gleiche Bedeutung wie der Saccus vasculosus.

II. Die Nerven des Saccus vasculosus.

Die vielen Fasern, welche aus dem Saccus ziehen, sind auch den älteren Autoren nicht entgangen, aber nur JOHNSTON hat ihren Zusammenhang mit den Sinneszellen zeigen können. Zum direkten Nachweis dieses Zusammenhanges ist die Kaliumbichromicum-Osmiumsäureimprägnation nach GOLGI-CAJAL die geeignetste. Aber die Färbung der Zellen gelingt nur selten, und noch seltener sind die abgehenden Fasern bis außerhalb des Saccus tingiert, und sobald man den Faserzug weiter in den Hypothalamus zu verfolgen wünscht, werden hier so viel Bahnen, welche kreuz und quer durcheinander ziehen, mitgefärbt, so daß ich in den dicken Schnitten nicht imstande war, die Fibrillen bis an ihre Endstätten zu erkennen. Andre Methoden gestatten wohl dünnere Schnittserien anzufertigen, aber niemals gelang es, damit die Neuriten der Saccuszellen bis in den Hypothalamus zu beobachten. Eine ganze Strecke sind sie unter dem Epithel zu erblicken, aber dann entziehen sie sich der Beobachtung.

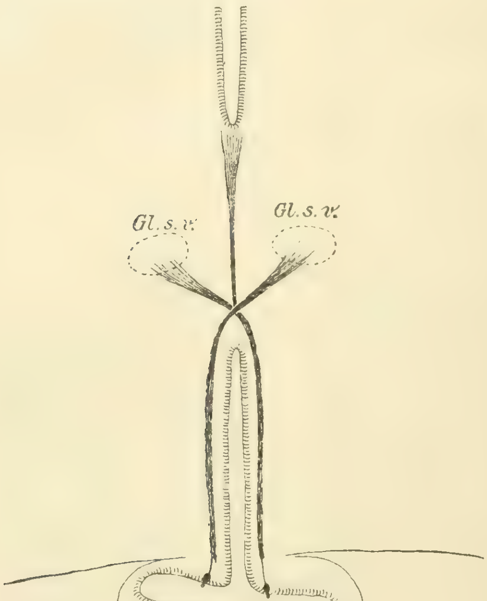
Für Embryonen wurde die Härtung mit Ammoniakalkohol nach RAMÓN Y CAJAL und Färbung mit $1^1/_2\%$igem Silbernitrat angewendet, welches vorzügliches leistete. Ganze Gehirne erwachsener Tiere werden am besten mit Alkohol gehärtet, und nachher mit Silbernitrat behandelt oder direkt mit Silbernitrat fixiert, beide Methoden nach RAMÓN Y CAJAL, und auch nach der BIELSCHOWSKY-POLLACKschen Methode. Überaus schöne Präparate bekam ich aber durch die neuere von BIELSCHOWSKY angegebene Modifikation seiner früheren Methode (1908), wobei die mit Formalin gehärteten Stücke einige Tage mit Pyridine behandelt werden; das weitere Verfahren ist nahezu ungeändert geblieben. Hiermit war es möglich, Stücke von 3—4 cm wie ganze Gehirne kleiner Dornhaie, durch und durch zu imprägnieren und aufs glänzendste die verschiedenen Bahnen zu färben. Zum Vergleich wurden noch Schnittserien mit Sublimat-Formol oder Sublimat-Eisessig fixiert und gefärbt mit HEIDENHAINschem Eisenhämotoxylin oder Molybdänhämatoxylin nach HELD, herangezogen. Letztere Methode hat sich neben der neueren BIELSCHOWSKYschen am besten bewährt.

Leider ist mir niemals die Methylenblaumethode nach BETHE oder DOGIEL gelungen. Wochenlang habe ich fast jeden Tag Stücke gefärbt, aber immer ohne Resultat. Ob die benutzte Farbe nicht die richtige war oder die Methode mißverstanden wurde, weiß ich nicht zu sagen. Dem Saccus vasculosus darf man aber seinen sonderbaren Farbensinn nicht vorwerfen, denn JOHNSTON hat die Zellen mit Methylenblau gefärbt erhalten.

Auch hier werde ich mit der Schilderung der Verhältnisse, wie sie bei den

Teleostiern

vorliegen, anfangen, nicht nur weil mir hier so viel Material zur Verfügung stand, sondern auch, weil für die Forelle die Saccusbahnen am eingehendsten von GOLDSTEIN (1905) beschrieben sind, obgleich seine Schilderung im ganzen nicht richtig ist. Wie oben gesagt, sind die Ausläufer der Sinneszellen des Saccus vasculosus bei der Forelle weithin unterm Epithel zu verfolgen, und sie ziehen alle in einer Richtung, dem Zugang aus dem Infundibulum zu. Von allen Seiten strömen die marklosen Fasern aus dem Saccus, vereinigen sich zu kleinen Bündelchen, welche bald als zwei starke Bahnen an der linken und rechten Seite des Einganges des Saccus aus dem Infundibulum, hinter und über die Mammillarhöhlungen herum nach vorn und oben ziehen (Taf. XXIX, Fig. 4 u. Taf. XXXI, Fig. 25). Auf Fig. 25 erkennt man zwei Bündelchen, welche aus dem Organ kommen, über dem rechten noch ein drittes quer angeschnittenes; nachher ist die Richtung weniger nach oben, mehr nach vorn, an den Seiten des Recessus posterior infundibuli entlang (Fig. 4 u. 26). Sämtliche Bündelchen setzen dann zwei breite platte Bahnen zusammen, die Tracti sacci vasculosi, welche viel schmaler auf Querschnitt als auf Längsschnitt sind. Auf Fig. 26 (17 Schnitte von 10 μ weiter nach vorn, wie der auf Fig. 25 abgebildete Schnitt) sehen wir sie zur Seite und ein wenig über dem schmalen Spalt, welcher das Infundibulum mit dem Recessus posterior verbindet und unten mit den geräumigen Höhlen der Mammillaria zusammenhängt. Über diesem Spalt kreuzen nun einander die zwei Tracti (Fig. 27, 14 Schnitte von 10 μ weiter nach vorn wie Fig. 26). Auf Fig. 4 ist die Stelle, wo die Bahn unterbrochen erscheint, diejenige wo die Kreuzung stattfindet; der obere Faserzug kommt also von der andern Seite her. Auf Fig. 29 ist diese Stelle auf einem Horizontalschnitt ersichtlich, zwischen dem Recessus posterior mit seiner epithelialen Hinterwand und der Infundibularhöhlung ist die Dekussation aufgeschnitten. Wenige Schnitte nur nach oben ist die Verbindung zwischen dem Infundibulum und dem Recessus lateralis schon aufgelockert. Nach der Kreuzung treten nun nicht wiederum zwei Bündel hervor, sondern vier (siehe Textfigur). Zwei, die äußersten, sind die mächtigsten, und endigen bei einer Zellengruppe, welche über dem Infundibulum etwas hinter der Stelle, wo der Eingang zu den Höhlungen der Lobi laterales sich befindet (Fig. 28, 12 Schnitte von 10 μ wiederum weiter nach vorn wie Fig. 27). Merkwürdigerweise ziehen nun noch zwei kleinere median ganz nahe aneinander gelegene Bündelchen aus der Kreuzungsstelle etwas weiter nach oben bis in das Tuberculum impar inferius Halleri (Taf. XXIX, Fig. 4), den kleinen Vorsprung des Haubenwulstes.



Sämtliche Abbildungen (Fig. 25—29) entstammen Präparaten, welche nach der Bielschowsky-Pollackschen Methode angefertigt worden sind, aber auch an mit Eisenhämatoxylin oder Molybdänhämatoxylin gefärbten Schnittserien finde ich vollständig gleiche Bilder, immer ein Zusammengehen aller Saccusfasern zu zwei ganz geschlossenen Bahnen, einander kreuzend, bevor die Ganglia erreicht sind, und überall auch außer den zwei heraustretenden Hauptbündeln, die zwei einander berührenden medianen, kleinen Faserzüge.

Die Hauptbündel enden an der schon oben angedeuteten Stelle zwischen den Zellen der beiden Kerne, den Ganglia sacci vasculosi. Die Zellen haben vielfach einen starken nach hinten gerichteten Ausläufer, selten setzen die Ganglienzellen sich nach oben mit einem Neurit fort. Die Kerne sind nicht scharf begrenzt, hängen vielmehr noch mit den Ependymzellen der Infundibulumwandung zusammen, deren Zellen nur etwas kleiner sind. Auf nach der neueren Bielschowskyschen Methode angefertigten Schnitten ist zu erkennen, wie die Fasern um und an diesen Zellen mit einem feinen fibrillären Netzwerk endigen. Daß die medianen Bündelchen in dem Tuberculum impar inferius enden, glaube ich nicht; man sieht sie mit Fasern aus den beiden Ganglia noch weiter nach oben und vorn ziehen, an beiden Seiten der Thalamushöhlung, und sie entziehen sich am Thalamusdache einer weiteren Beobachtung. Diese Fasern, welche also vielleicht direkt aus dem Saccus vasculosus stammen, ohne erst an den Kernen zu endigen und den von diesen nach oben ziehenden Zug, will ich mit dem Namen Tractus sacco-thalamicus belegen, einem Namen, womit Johnston bei *Acipenser* alle aus den Sinneszellen stammende Fasern bezeichnet; ich möchte ihn lieber in dem oben gezeigten beschränkteren Sinne anwenden.

Es ist nicht sehr leicht, diese Tractus zu erkennen inmitten vieler Fasersysteme, welche an dieser Stelle von dem Corpus striatum des Vorderhirnes nach den Mammillaria und den Lobi laterales ziehen. So gehen die Tractus olfacto-hypothalamici sehr dicht neben den Tracti sacco-thalamici und kreuzen einander etwas hinter und unter dem Tuberculum impar inferius, wohin die medianen Saccusbahnen gehen.

Goldstein (1905) hat nun die Faserzüge, welche der Saccus in den Thalamus sendet, etwas anders beschrieben. Er läßt die Bündel aus dem Saccus vasculosus ungekreuzt an einen kleinen Kern, ein Ganglion sacci vasculosi, unter einem zweiten größeren Nucleus endigen, den er als Nucleus posterior tuberis bezeichnet, welcher an beiden Seiten der Medianlinie in dem Haubenwulst sich vorfindet, und wo gekreuzte und ungekreuzte Fasern des Nervus hypophyseos endigen sollten. Commissurenfasern verbinden die beiden Kerne, und er bezeichnet als Tractus tubero-posterior eine Bahn, welche über die Commissura ansulata von hinten herkommt und sich hier einsenkt; dazu kommt noch eine Bahn, der Tractus tubero-posterior cruciatus hinzu.

Nun habe ich niemals Hypophysenfasern gesehen, welche vor und hinter dem Recessus mammillaris her, nach dieser Gegend ziehen, wo der vermeintliche Nucleus posterior tuberis liegt, wie Goldstein sie zeichnet, aber er hat nur Längs- und Horizontalschnitte untersucht und keine Querschnitte zum Vergleich herangezogen, und ohne solche ist doch wohl ein guter Einblick in die so verwickelten Fasersysteme des Hypothalamus nicht möglich.

Meine Schnittserien lassen keine andre Deutung zu, wie die oben geschilderte. Es kreuzen sich die Saccusbahnen, wie auch auf Horizontalschnitten deutlich zu beobachten ist, und auch hier finden sich die medianen Bündelchen zurück, aber kreuzende oder nicht kreuzende Hypophysenfasern sind nirgendwo zu spüren. Die Stelle der Kreuzung am Horizontalschnitt ist genau dieselbe wie auf dem Querschnitt, und daß hier wirklich eine Dekussation der Tractus sacci vasculosi vorliegt, ist schon aus den Figuren zu erblicken. Soweit ich sehe, entsendet oder bekommt die Hypophyse ihre Nerven nur nach oder aus dem vorderen Teil des Thalamus; aufs deutlichste geht dies aus Golgi-Präparaten hervor. Auch war ich nicht imstande einen bestimmten Nucleus über den Ganglia sacci vasculosi aufzudecken. An der Stelle finden sich wohl viele Zellen vor, aber diese liegen sehr dicht beiderseits der Höhle über dem Tuberculum impar inferius an, dem sogenannten Sulcus impar inferius, und sind nur ihre Begrenzung, denn auf Quer- und Horizontalschnitten finde ich sie nicht als eine bestimmte Gruppe wieder. Einen Nucleus posterior tuberis nach Goldstein, gibt es also im Hypothalamus der Forelle nicht. Der nach hinten ziehende Tractus tubero-posterior ist wohl der Faserzug, welchen ich von den Ganglia Sacci vasculosi in die Medulla sich einsenken sah, und dem ich nur eine kurze Strecke folgen konnte. Den Goldsteinschen Namen will ich für diese Bahn beibehalten. Ob diese Fasern sich noch kreuzen, darüber kann ich nicht entscheiden.

Es gibt nun noch ein zweites Fasersystem des Saccus vasculosus, den Tractus thalamo-saccularis (Johnston), welcher unter den Mammillarhöhlungen herziehend in den Saccus eintaucht, und da er aus der Gegend kommt, wo die Hypophyse am Gehirn sitzt, hat er vielleicht Goldstein irregeführt und wurde von ihm für einen Hypophysennerv gehalten. Die vielen hier durcheinander ziehenden Fasern in Schnitten nach Golgi-Cajal angefertigt, sind nahezu unentwirrbar, aber doch läßt es sich erkennen, wie einige in den Saccus entsendet werden und hier unter seinem Epithel endigen und, wie wir später noch besser sehen werden, die Blutgefäße umspinnen. Nimmer sah ich eine solche Faser an einer Zelle endigen. Auch gehen sie alle unten durch den Boden der Mammillaria nach vorn und könnten bis in die Nähe der Decussatio optica beobachtet werden (siehe Fig. 36, Taf. XXXII).

Bei einen Tag alten Bachforellen konnte ich noch keinen Tractus aufdecken, bei jungen Tieren von 25—30 mm Länge war die Saccusbahn aber schon vorhanden und von den Kernen bis weit in das Organ zu verfolgen, wie auch v. Kupffer (1894 *a*) bei 20 mm langen Forellen marklose Nervenfasern sich über den Saccus verbreiten sah.

Der nahverwandte *Coregonus oxyrhynchus* L. hat die bei der Forelle geschilderten Befunde völlig bestätigt, und erstere erwiesen sich damit richtig dargestellt zu sein. Auch hier kreuzen sich die beiden Tractus sacci vasculosi, welche schmal und platt sind, 70 μ auf Längsschnitten breit, und nur 36 μ auf Querschnitten, über dem Infundibulum; nur verbreiten sich nach der Dekussation vielmehr sämtliche Fasern nach den Ganglia hin und tauchen hier ein, nur auf Horizontalschnitten sind besser die zwei medianen Bündelchen wieder zu erkennen, wie wir sie bei der Forelle gefunden haben. Diese gehen nach dem Tuberculum impar inferius. Die Ganglienzellen der Kerne haben starke Ausläufer, welche einen nach hinten gerichteten Faserzug zusammensetzen. Also gibt es auch hier einen Tractus tuberoposterior, aber ein Nucleus posterior tuberis wurde nicht aufgefunden. An der Stelle erweist er auch hier sich nur als die Zellenbekleidung des Sulcus impar inferius, und hier enden denn auch keine bestimmten Fasersysteme. Auch einen Nervus hypophyseos sah ich nicht in dieser Gegend.

Der kleine Saccus von einjährigen Karpfen dürfte seine Funktion doch noch gut leisten können, da die gut ausgebildeten Sinneszellen wohl alle ihre Fasern in den Hypothalamus senden, denn eine für ein so kleines Organ noch beträchtliche Menge solcher Fasern ist über dem Saccus ersichtlich und setzt eine kleine Saccusbahn zusammen. Der Kleinheit wegen aber war er bald nicht weiter zu verfolgen. An der Stelle, wo sonst die Ganglia sacci vasculosi liegen, genau auf beiden Seiten der Medianlinie also, und etwas unter dem Tuberculum impar inferius, sah ich einige wenige Zellen, aber keine einzige Fibrille war zu ersehen, welche sich bis hierher fortsetzte. In seiner oben besprochenen Arbeit hat Goldstein auch einen Horizontalschnitt durch diese Gegend eines *Cyprinus*-Gehirns abgebildet und zeichnet sich kreuzende Hypophysennerven, welche in zwei Nuclei posteriores tuberis endigen. Hypophysenfasern nun, welche über oder unter den Recessus mammillares herum nach oben sich bis an einen bestimmten Kern fortsetzen, waren in meinen Schnittserien nicht aufzufinden, und mit den Saccusfasern mischten sich keine, welche von der Hypophyse herstammten. Auf Längsschnitten wird wohl ein Nucleus tuberis posterior vorgetäuscht, aber auf Querschnitten findet er sich nicht wieder. Beim *Leuciscus rutilus* L. sind es die Fasern des Tractus thalamo-saccularis, welche in Bielschowsky-Präparaten viel mehr wie die Fasern des Tractus sacci vasculosi hervortreten. Sie umspinnen reichlich die Gefäße des Saccus und stellen an der Wand des runden fingerhutförmigen Saccus einen förmlichen Nervenplexus dar. Der Tractus sacci vasculosi ist nur unbedeutend, auf Längsschnitten waren Fasern bis in das Tuberculum impar inferius zu verfolgen; auf Querschnitten aber das sehr schmale Bündel gar nicht aufzufinden.

Der Beschreibung von Kappers (1906) über Teleostiergehirne hat *Gadus* zugrunde gelegen, und daher darf ich auch etwas eingehender die Fasern des Saccus dieser Art hier schildern. Es heißt nun bei ihm S. 36:

"Such striped tissue strongly colored by paracarmin is found between the folds of the saccus, partly arising from the epithelium, which is distinguished by strong tufts. The fibers gather at the insertion of this sac upon the thalamus laterally of the connection with the third ventricle and then go under the floor of this ventricle for some distance forward. Where they terminate or what connections they make I cannot say. It seemed to me that they decussate in the median-line, but on this matter I shall be able to say more when I treat of the selachians merely pointing out here that it is an interesting fact in connection with the different origin of the hypophysis and saccus vasculosus that this kind of epithelium, as well as these nervous tracts are confined to the saccus."

Kappers hat auch nur die Haare gesehen, nicht die Krönchen, und weiß nicht, ob die Tracti einander kreuzen. Er zeichnet nun in den Abbildungen neben den Tracti sacci vasculosi zwei andre Bahnen, welche er mit dem Namen Tracti olfacto-lobares-laterales bezeichnet, welche sich nach oben hin in der Medianlinie kreuzen. Aber auch die beiden Saccusbündel scheinen hier etwas weiter nach vorn und oben, genau in dem Tuberculum inferius impar zusammenzukommen; auch hier sind die Faserzüge platt, 70 μ auf Längsschnitten, 30 μ auf Querschnitten (Fig. 30 u. 31, Taf. XXXI).

Ob sie nun an dieser Stelle an den Zellen endigen oder direkt nach Dekussation sich weiter nach oben begeben, an den Seiten des

Thalamusraumes entlang, läßt sich nicht sagen. Ist nun in der Abbildung Kappers die Kreuzung der Saccusbahnen fälschlich als Kreuzung der Tractus olfacto-lobares laterales gedeutet, oder sind die neben den Tracti sacci vasculosi gezeichneten Bahnen diejenigen, welche ich auf Fig. 30 als nach den Mammillaria hinziehend abgebildet habe? Hier kommen bestimmt median die auf Fig. 31 abgebildeten Tractus olfacto-lobares laterales zusammen wie ich auch bei andern Arten diese Faserzüge unter und hinter dem Tuberculum impar inferius sich kreuzen sah.

Außer den Hauptbündeln gehen auch andre Saccusfasern mit diesen eine Strecke weit zusammen, scheinen sich aber dann ohne Kreuzung in zwei Ganglia aufzulösen, welche an gleicher Stelle wie bei der Forelle sich befinden (Fig. 28 und 31). Die Ganglia entsenden wiederum einige Bündelchen, welche mit der Hauptmenge der Saccusfasern nach dem Thalamusdache ziehen. Hier sind es also die größeren Bündel, welche mit den medianen Fasern des Forellentractus übereinstimmen, und es sind nur wenige, welche in die Kerne eintauchen Der Tractus sacco-thalamaris ist also hier am mächtigsten, und hieraus läßt sich wohl schließen, daß auch die medianen kleinen Bündelchen bei der Forelle einfach durch die Kreuzung der Hauptzüge ziehen und sich erst im Tuberculum impar inferius kreuzen und weiter nach oben sich fortsetzen. Die Hauptbündel der Forelle sind nun bei *Gadus* wiederum viel unbedeutender, die Zellen der Ganglia sind aber groß und ihre Ausläufer meistens nach hinten gerichtet.

Die gestielte Hypophyse sendet ihre Fasern, soweit ich erkennen kann, nur nach vorn; in der Nähe der Saccusnerven konnte ich sie nicht auffinden. Auf Fig. 24 ist das Präparat abgebildet worden, an dem es mir gelungen ist, nicht nur einige Zellen, sondern auch den ganzen Tractus sacci vasculosi nach der Methode von Golgi-Cajal zu färben und den Übergang eines Zellneurites in den Tractus, welcher aber weiter wegen der vielen andern längs- und an ihm vorüberziehenden Systeme sich der genauen Verfolgung entzog.

Im Gegensatz zu dem des *Gadus* sind die Saccusnerven bei *Anguilla* nicht besonders entwickelt (Fig. 8, Taf. XXIX); auf Längsschnitten nur 18 μ breit, treten sie in der Mitte des Saccus aus, biegen sich bald nach oben um den Mammillarrecessus herum, und beide Tractus setzen sich dann nahezu horizontal fort bis an die Ganglia, ohne einander zu kreuzen. Ein Teil aber geht weiter bis in den schon so oft genannten Vorsprung des Haubenwulstes, und hier findet dann vielleicht die Kreuzung dieser Fasern statt. Mit Fasern aus den Ganglia gehen sie noch weiter nach oben; wohin ist aber nicht zu ermitteln. Die Ganglia befinden sich auch hier etwas über der Stelle, wo die Recessus laterales von dem Infundibulum abgehen.

Verhältnismäßig viel besser ausgebildet sind die Bahnen schon bei den Leptocephali und jungen Aalen. Leptocephalen von 7 cm Länge haben schon Tracti, welche 8 μ stark auf dem Querschnitt sind; beide Tractus treten weit voneinander entfernt aus dem innervierten Organ und ziehen ungekreuzt weiter. Bei Glasaalen von 7 cm Länge ist der Saccusfaserzug in der Breite nicht gewachsen, aber besser über das Infundibulum ohne Kreuzung zu verfolgen bis an die Zellen, wo eben die Höhlungen der Lobi laterales entspringen und bevor noch das Infundibulum mit dem übrigen Thalamusraum nach oben zusammenhängt. Die Verhältnisse sind schon die gleichen wie beim erwachsenen Tiere.

Die Ganglia sacci vasculosi erweisen sich mehr und mehr bei den Teleostiern als eine Zellengruppe, welche von dem Tuberculum impar inferius ab sich nach beiden Seiten nach unten erstreckt. Eine bestimmte Grenze zwischen den Ganglienzellen in den obengenannten Vorsprung und dem der beiderseitigen Kerne ist oft nicht aufzufinden. Dies ist auch der Fall bei *Gasterosteus spinachia* L. und *Gasterosteus aculeatus* L.; nur sind die Tractus und Ganglia bei dem Stichling viel weniger entwickelt als bei *Spinachia*, wo er 50 μ auf Längsschnitt und 20 μ auf Querschnitt ist. Ohne Kreuzung verbreiten sich wenige Fasern unter die Zellen der Kerne, welche auch hier einige Züge nach hinten senden; wohin? dies muß auch hier dahingestellt bleiben.

Die Hauptbündel kommen aber erst in dem Tuberculum impar inferius zusammen, kreuzen sich da wie es scheint, und sind dann noch eine Strecke nach oben weiter zu erblicken. Gleiche Bilder bekommt man von den Saccusbündeln des Flußbarsches, *Perca fluviatilis* L., zu sehen. Aus dem größeren hinteren Saccusabschnitt, wo er an die Stiele angeheftet ist, strömen die Fasern zusammen, ziehen diese Stiele entlang nach dem vorderen Sack, nehmen hier neue Bündel auf und senken sich dann in den Hypothalamus. Teilweise endigen sie an den Nuclei, teilweise setzen sie sich nach dem Haubenwulstvorsprung fort und noch weiter nach oben. Eine Kreuzung darf im Tuberculum impar inferius wohl vorliegen. Eine solche findet sich sicher bei *Gobius minutus*, wo die beiden Tractus sich bald vereinen und als einheitliches Bündel nach dem Tuberculum ziehend, sich da kreuzen und verbreiten, weiter nach oben gehen, um in das Thalamusdach sich einzusenken, mit Bündelchen, welche von den beiden Ganglia sacci vasculosi herstammen. Große, nahezu viereckige Zellen setzen diese zusammen, welche bis an die Medianlinie sich ausbreiten; die Hauptbündel endigen hier aber nicht. Ein Tractus tubero-posterior war deutlich zu erkennen.

Bei jungen Tieren von 14 mm Länge ist die Kreuzung in dem Tuberculum impar inferius noch viel klarer zu beobachten als bei den Gehirnen der erwachsenen Tiere.

Embryonen von 3 cm Länge von *Zoarces viviparus* L. lassen den Tractus sacci vasculosi noch schwer erkennen inmitten andrer Bahnen und zwischen den zerstreuten Zellen des Hypothalamus.

Aber auch hier wurde eine Kreuzung, bevor die Ganglia erreicht sind, nicht aufgefunden. Die Bündel ziehen links und rechts beiderseits am Saccuseingang entlang und weiter neben dem Infundibularspalt nach oben. Daher wird auch die Meinung, daß beim erwachsenen Tiere auch in dem Saccusstiele keine Nervenkreuzung stattfindet, bestätigt. Die vielen mächtigen Nerven des Saccus vasculosus strömen alle nach dem Stiele, und darin sieht man nun zwei Nerven nebeneinander (Fig. 18) außerhalb des Gehirns und des Saccus laufen. Und so ist es sehr klar, daß dem neuen Sinnesorgan auch ein Paar neue Kopfnerven zukommen, welche, wie der Saccus vasculosus dem Riechorgan und den Augen in Anlage und Bau gleich zu stellen ist, auch als drittes Paar erste Kopfnerven neben den Nervus olfactorius und opticus kommen.

Sobald die Nerven ins Gehirn eintreten, wollen wir sie Tractus nennen. Die Tractus sind bei der Aalmutter platt, 50 μ auf Längsschnitten und 20 μ auf Querschnitten dick und, weit den Zugang von dem Infundibulum nach den Saccus umgreifend, tauchen sie ohne vorangegangene Dekussation in die Kerne ein. Die Ausläufer der Ganglienzellen verzweigen sich hier und da und gelangen dann nach hinten, aufs deutlichste in nach CAJAL behandelten Präparaten. Auch aus den Zellen im Tuberculum impar inferius gelegen, wohin ebenfalls Saccusbündel gelangen, stammen Fasern, welche ihren Weg hierhin nehmen, aber bald vermehren sich die Bahnen hier so sehr, daß ihr Verlauf nicht weiter aufzufinden ist.

Man bekommt hier aber den Eindruck, und deutlicher noch bei den Embryonen, daß die von den Ganglia nach oben ziehenden Fasern auch in dem Vorsprung des Haubenwulstes dekussieren und danach erst nach dem Thalamusdache rücken.

Auch ein Tractus thalamo-saccularis war auf Längsschnitten sichtbar, konnte aber nur bis in die Gegend der Hypophyse verfolgt werden. Hier glaubte ich auch erst einen Nucleus posterior tuberis zu finden, welcher auf Längsschnitten, mit Hämatoyxlin nach Held gefärbt, sehr trügerisch sich darstellte, aber auf Querschnitten, wie in Cajal-Präparaten wurde er nicht wiedergefunden, und es stellte sich bald heraus, daß wir auch hier nur die Zellwandung des Sulcus impar inferius vor uns hatten. Die an den Kernen vermeintlich endigenden Bahnen waren nur Fasern des Tractus tubero-posterior und entlangziehende Fasern des Tractus olfacto-hypothalamicus.

Am schönsten ist das Ganglion sacci vasculosi bei *Limanda flesus* L., dem Flunder, ausgebildet, ich finde hier eine hufeisenförmige Zellgruppe von wahrhaft riesigen Ganglienzellen; die Öffnung des Eisens nach unten gerichtet und das obere Ende sozusagen in das Tuberculum impar inferius aufgehängt. Die großen vieleckigen Zellen haben mächtige Ausläufer, welche nach der Medulla hin ihren Weg nehmen, einen starken Tractus tubero posterior bildend, welcher durch und um die nach unten ziehenden Tractus olfacto-hypothalamici gehen. Einige Zellen richten ihre Ausläufer nach oben, und wie es scheint, gelangen dahin auch direkt Saccusfasern, ohne erst an diesen Zellen zu endigen. Die Hauptbündel kreuzen einander nicht, bevor das Ganglion erreicht worden ist.

Selachier.

Die kräftigen Nerven, welche man in den Thalamus bis in die Falten des Saccus vasculosus bei den Haifischen verfolgen kann, sind auch früher den Autoren nicht entgangen, und so ist die Beschreibung, welche Edinger (1895) von den Saccusbahnen bei *Scyllium* gibt, ziemlich genau, S. 17:

»Dem Zwischenhirn allein gehört noch eine Kreuzung an, welche ich als Decussatio infundibuli bezeichnen möchte. Sie stammt aus starken, nicht sicher markhaltigen Fasern, welche aus der dorsalen Gegend des Zwischenhirnes (oder schon aus dem Mittelhirn) beiderseits herabsteigen. An der Stelle, wo die beiden lateralen Säcke vom Mittelstück des Infundibulums abgehen, vereinen sich jederseits die bisher mehr zerstreuten Fasern zu zwei bis drei kleinen, nun dicht beisammen liegenden Bündelchen. Nun kreuzen sich der Zug von rechts und der von links in der Mittellinie, und es begeben sich die gekreuzten Schenkel jederseits in der Seitenwand nach hinten, wo sie bis in die Falten des Saccus vasculosus hinein verfolgt werden können. Es scheint, daß diese ‚Tractus sacci vasculosi‘ sich dort aufsplittern.«

Nur die Ganglia sacci vasculosi, welche in die Bahn eingeschaltet sind, hat er nicht gesehen. Diese Kerne liegen bei *Acanthias* dem Infundibulum beiderseits an, ziemlich dicht hinter der Stelle, wo dieser Raum mit dem dritten Gehirnventrikel zusammenhängt.

Die aus den Saccusfalten sich sammelnden Fasern, vornehmlich die mächtigen Bündel aus den beiden großen Schläuchen, welche hier ins Innere hineinragen, vereinigen sich zu zwei auf Querschnitten nahezu zirkelrunde Bahnen (Fig. 31, Taf. XXXII), welche auch noch Fasern aufnehmen, welche von dem an die Hypophyse grenzenden Epithel des Saccus vasculosus herstammen.

Beide Tractus ziehen da, wo eben die Lobi laterales angefangen haben, nach vorn fast horizontal laufend, an der Infundibularhöhlung links und rechts vorbei und verbreiten sich dann bald gegen die genannten Ganglia sacci vasculosi in den Haubenwulst.

Deren Zellen liegen noch zerstreut, bilden keine scharf begrenzte Gruppe, sind meistens vieleckig mit großem Kern. Zwei, drei und mehrere Fibrillen kommen in einer Zelle zusammen, umspinnen den ganzen Zellleib mit einem Netz von äußerst feinen Primitivfibrillen, welche hier und da ganz kleine Knoten zeigen (in Schnitten nach der Pyridinemethode von BIELSCHOWSKY angefertigt). Ob hier die Neurofibrillen des einen Ausläufers mit denen eines andern wirklich zusammenhängen, oder ob sie einander nur mit Endfüßchen berühren, läßt sich nicht entscheiden.

Einige dieser Zellausläufer sind nach unten gerichtet, und Saccusfasern endigen also hier in dem Kerne der eignen Seite, die meisten aber sind über das Infundibulum bis an die anderseitigen Kerne zu verfolgen, und so bekommt man hier einen großen Faserzug, welcher die von EDINGER bezeichneten Decussatio infundibuli darstellt.

Die Frage, ob nun diese Fasern von dem einen Ganglion einfach nach dem andern gehen und ob hier eine wirkliche Commissura vorliegt, oder ob sie durch ihn hindurch ziehen und an der andern Seite in den Saccuszellen ihren Anfangspunkt finden, ist nicht sofort zu bejahen. Eine dritte Möglichkeit, welche KAPPERS (1906) verteidigt, daß nämlich hier eine Kreuzung von Fasern stattfindet, welche von den Kernen weiter nach oben ihren Weg gehen, halte ich für nicht wahrscheinlich, die meisten Fasern dieser Decussatio infundibuli sehe ich ja bestimmt in eine der beiden Ganglia eintauchen, welche sich dazu noch über diese Querverbindung nach oben verbreiten. KAPPERS sagt über diese Verhältnisse folgendes S. 50:

"The relations as they are found in *Galeus* are as follows. A considerable quantity of clear unmedullated bundles gathers from the furrows of the saccus vasculosus in the dorsal caudal wall of the lobi inferiores from the saccus epithelium. This system (first neurone) runs upward and forward until it ends on the same side in two ganglia. These ganglia, which, as far as I know, are not described by other investigators, except GORONOWITSCH and JOHNSTON, who saw them in *Acipenser*, I shall call 'ganglia sacci vasculosi' as they receive their fibers from the saccus vasculosus. They consist partly of round cells and partly of middle-sized polygonal cells and they are abundantly provided with bloodvessels. From each of these ganglia fibers cross the median line, of which it is difficult to say whether they are a commissure between the ganglia or a crossing of fibers of the second neurone which go upward.

The latter interpretation seems to be the most probable. It seems to me that this commissure is also found in the teleosts, where these fibers decussate before passing upward. Neither they nor the saccus itself, however, are as large as in the selachians, nor could I find there a separate ganglion, but only small round cells dispersed between the fibers of the first neurone. The fibers of the second neurone of the saccus sense-organ, which are also unmedullated, end probably in the substantia grisea centralis. It is impossible to follow them any farther, at any rate, on account of the great quantity of fibers between which they run". Er nennt nun diese Querverbindung der Ganglia Commissura postinfundibularis inferior, da es nach ihm auch noch etwas mehr dorsal eine Commissura postinfundibularis superior gibt, welche aber zu den Saccuszügen keine Beziehungen zeigt.

Außer dieser Verbindung habe ich auch noch einen Tractus sacco-thalamicus beobachten können, dessen Fasern, wie es scheint, nicht allein von den Ganglia sacci vasculosi abgehen, sondern auch in großer Menge direkt aus dem Saccus vorüberziehend, ohne hier zu endigen, weiter nach oben im centralen Grau des Epithalamus sich verlieren. Auch ein Tractus tubero-posterior war vorhanden. In den nach der neueren BIELSCHOWSKYschen Methode hergestellten Schnittserien ist ein scharfer Unterschied zwischen den bräunlichen Fasern des Tractus sacci vasculosi und den schwarzen des Tractus thalamo-saccularis zu erkennen. Überall umspinnen die tiefschwarzen Fäden der letzten Bahn die Blutgefäße (Fig. 13) und legen sich mit einem wahren Plexus an ihre Wände, bilden immer feiner werdende neurofibrillare Netze, bis am Ende auch die Endothelzellen der Gefäße von einem äußerst zarten Netze eingeschlossen sind.

Diese Fasern treten nun ganz median auf den Hypothalamus zu, da, wo Saccus vasculosus und Hypophyse aufeinander liegen. Sie sind auf Sagittal- und Medianschnitten dann weit zu verfolgen, einerseits unterm Saccusepithel über die Hypophyse, andernteils eine Strecke am Boden des Infundibulums, mitten und unter den Mammillarhöhlungen hindurchgehend (Fig. 12). Auf Querschnitten finden wir sie wieder als die schwarzen Bündelchen unterm Infundibularraum (Fig. 34 u. 35, Taf. XXXII). Man hat in diesen Schnitten auch den Eindruck als stellten feine Fibrillen eine Verbindung dar zwischen beiden Bahnen des Saccus, sich über den Tractus sacci vasculosi verbreitend mit zahlreichen Verzweigungen, welche kleine Knoten oder Netze zeigen und nach den unteren Bündeln hinziehend. Inwieweit hier wirklich eine sekundäre Verbindung vorliegt, weiß ich nicht zu sagen.

Gehen nun von dieser zweiten Bahn auch Fasern nach den Hypophysenzellen?

Dies muß einstweilen dahingestellt bleiben, aber gewiß hängen die Nerven der Blutgefäße des Saccus hier mit denjenigen, welche die Hypophysengefäße umspinnen zusammen. Einige von diesen nehmen ihren Weg noch sogar zwischen das Hypophysengewebe, gehen aber wohl nur nach andern Gefäßen. Von der Hypophyse geht aber kein einziges Bündel mit dem Tractus sacci vasculosi nach oben. Sind vielleicht zwischen den Fasern des Tractus thalamo-saccularis auch Hypophysenfasern mit eingeschlossen, so haben diese jedenfalls ihre Endstätten nicht in der Gegend der Saccuskerne, wie GOLDSTEIN für die Teleostier angibt.

Die weniger geschlossene Bahn verbreitet sich in der Nähe des Chiasma opticum, entzieht sich aber weiter der Beobachtung.

Für die Hypophysengefäße und die Gefäße des Saccus vasculosus gibt es also denselben Nervenzug, welcher wahrscheinlich von einer und derselben Endstätte herstammt, und hierdurch wird auch die funktionelle Zusammengehörigkeit dieser beiden Organe, wie sie auch schon morphologisch miteinander verknüpft sind, einleuchtend.

Viel deutlicher als bei *Acanthias* stellt es sich bei *Raja clavata* L. heraus, daß wir in der Commissura postinfundibularis inferior keine Kreuzung von nach oben ziehenden Fasern zu sehen haben, denn hier ist das ganze Bündel fast horizontal über das Infundibulum laufend von dem einen Kern nach dem andern ganz geschlossen, auf dem Querschnitt immer einen runden Zug darstellend. Daß nun die Saccusfasern von der einen Seite durch das eine Ganglion hindurch erst in dem andern enden, wird hierdurch nicht wahrscheinlich. Die Commissur ist fast ebenso mächtig entwickelt als die Tractus sacci vasculosi selbst; diese sind nur ganz kurz. Die aus den beiden Seitensäcken kommenden Bündelchen vereinigen sich bald und endigen in den beiden weit voneinander entfernten Kernen. Die Ganglienzellen sind auch hier vieleckig und entsenden teilweise ihre Ausläufer nach hinten, teilweise einige nach vorn. Ein großer Faserzug entspringt ihnen aber und zieht als Tractus sacco-thalamicus nach oben, welcher ungekreuzt seinen Weg bis in den oberen vorderen Teil des Thalamus geht. Ventral kommen andre Nerven in den Saccus, der Tractus thalamo-saccularis; ob sie auch die Hypophyse innervieren war nicht zu ermitteln.

Bei den Embryonen werden sämtliche Systeme frühzeitig ausgebildet, und bei Tieren von 8 cm Länge sind die Bündel des Saccus schon bis an ihre Kerne zu verfolgen; später, wenn sie bis 11 cm gewachsen sind, erkennt man in den Saccuswandungen überall Faserbündel, welche sich zu den beiden Tractus ansammeln und an den Kernen, welche scharf umgrenzt und miteinander durch eine starke Commissur verbunden sind, enden (Fig. 33). Ein kleines Bündelchen kommt noch von den Sinneszellen der dorsalen Saccuswand her.

Median und ventral verbreitet sich der Tractus thalamo-saccularis zwischen das Hypophysengewebe und das Epithel des Saccus vasculosus (Fig. 32), und er ist auch da zu erkennen, wo die Hypophyse schon aufgehört hat sich an den Saccus zu legen.

Von dem Tractus sacco-thalamicus war von den Ganglia sacci vasculosi an nur ein kleines Stück zu beobachten.

Petromyzonten und Amphibien.

Johnston (1902) erwähnt bei *Petromyzon* (Lamprete) einen Tractus thalamo-saccularis, welcher durch die Decussatio postoptica nach dem centralen Grau des ventralen Teiles des Thalamus zieht. Da es nun bei den Petromyzonten keinen Saccus vasculosus gibt und also auch keine Saccusgefäße, würde es sonderbar sein, wenn hier dennoch einer der Faserzüge, welche sonst dieses Organ innervieren, vorhanden wäre. Keine dieser Bahnen habe ich denn auch aufdecken können bei *Petromyzon fluviatilis* L. Und auch Schilling (1907) gibt an, daß er weder einen Tractus sacco-thalamicus noch einen Tractus thalamo-saccularis hier gefunden hat.

Vielleicht daß der Johnstonsche Tractus hier eine Hypophysenbahn ist. Dies dürfte auch der Fall sein mit den von Bochenek[1] bei *Salamandra* beschriebenen Fasern, welche ebenfalls hinter dem Chiasma opticum ihren Ursprung nehmen. Aber weder bei *Rana* noch bei *Molge* war ich imstande etwas derartiges wiederzufinden; es gibt hier auch ebensowenig ein Sinnesepithel, unter welchem die Fasern nach Johnston sich verbreiten sollten. als bei Petromyzonten. Unten werde ich hierauf noch weiter zurückkommen.

Zusammenfassung.

Das neue Sinnesorgan der Fische hat seine eignen Nerven, seine beiden Fasersysteme, ein efferentes und ein afferentes.

Die efferenten Bündel, welche in den Sinneszellen entspringen, werden als Nervus sacci vasculosi, soweit sie außerhalb des Gehirns nachzuweisen sind, und im Gehirn als Tractus sacci vasculosi gedeutet.

Da dieser Tractus sacci vasculosi sein eignes Endgebiet im Hypopthalamus hat und seine Fasern nicht als eine Abspaltung von Nachbarnerven, wie der Nervus terminalis vom olfactorius aufgefaßt werden können, haben wir hier also einen neuen Kopfnerv vor uns, welcher hinter dem Opticus und vor dem Oculomotorius aus dem Gehirn tritt.

Bei *Hexanchus* wird dieser Nerv sogar dicker als der Nervus oculomotorius und ist mit bloßem Auge leicht zu verfolgen (Edinger, 1908). Und auch bei *Zoarces* finde ich ihn eine Strecke außerhalb des Hypothalamus laufend, den Zugang vom Infundibulum zu dem Saccus einschließend.

Meistens liegt aber das Organ dem Gehirn so dicht an, daß man nur von einem Tractus sacci vasculosi reden kann, aber die Bahnen sind immer paarig, und wie das Sinnesepithel des Riechorgans und der Augen sich aus der embryonalen Gehirnwand entwickelt, so entstehen auch die Sinneszellen des Saccus vasculosus aus einfachen Gehirnwandzellen, nur ist die Anlage unpaarig, da der Saccus als eine mediane Ausstülpung des ventralen Bodens des Diencephalons entsteht. Die paarigen Nerven bestätigen nun die Meinung, daß die Unpaarigkeit eine scheinbare ist und das Organ aus paarigen Teilen, welche aneinander liegen, aufgebaut wird.

Und von welcher Bedeutung diese neuen Gehirnnerven sind, darf daraus hervorgehen, daß auch bei *Amphioxus*, die von den Sinneszellen des Infundibularorgans entsprungenen Neurofibrillen, zwei Züge darstellen, welche sich in der Medianlinie kreuzen (Boeke). Hier deutet auch die Entwicklung des Organs auf eine paarige Anlage hin (Boeke, 1908).

---

[1] Bochenek, Neue Beiträge zum Bau der Hypophysis cerebri bei Amphibien. Bull. internat. Akad. Sc. Cracovie 1902.

Diese Kreuzung ist eine allgemeine, aber die Leitung der Bahnen, welche ihren Ursprung in den Krönchenzellen des Saccus finden, geht auf verschiedene Weise vor sich.

Bei der Forelle und *Coregonus* sammeln sich sämtliche Bündel zu zwei kräftigen Zügen, welche beiderseits den Eingang des Saccus umfassen und weiter unter den Recessus posterior und über die Mammillarhöhlungen nach vorn und oben ziehen und dicht über dem Infundibulum einander kreuzen. Aus der Decussatio treten nun vier Züge hervor, die zwei äußersten gelangen in die beiden Ganglia sacci vasculosi, die zwei kleinen ganz dicht aneinander liegenden medianen Bündelchen gelangen in das Tuberculum impar inferius des Haubenwulstes.

Die Ganglia sind wenig deutlich, die Zellen noch klein und zerstreut. Sie liegen nahe an der Mittellinie über dem Infundibulum, etwas hinter der Stelle, wo die Recessus laterales in den dritten Ventrikel einmünden. Die medianen Züge bleiben vielleicht ungekreuzt, bis sie den genannten Vorsprung erreichen, überschreiten erst hier die Medianlinie und gehen weiter ihren Weg nach oben und vorn, bis sie in dem Dache des Thalamus sich verlieren.

Von den Kernen gelangen hierhin ebenso noch Fasern, die einander wahrscheinlich auch in dem Tuberculum impar inferius kreuzen.

Diese Fasern samt den medianen Bündeln fasse ich als Tractus sacco-thalamicus zusammen.

Die meisten Teleostier aber lassen eine andre Verlaufsweise erkennen. Hier ist es die Hauptmenge der Saccusfasern, welche, wie bei den beiden vorigen Arten nur die medianen Faserzüge, ungekreuzt nach oben an den Kernen vorbei in das Tuberculum impar inferius gelangen und da erst einander begegnen und kreuzen (am deutlichsten liegt eine Kreuzung an dieser Stelle bei *Gobius* vor). Weiter nach oben senken sie sich in den vorderen Teil des Thalamus ein. Hier ist es also der Tractus sacco-thalamicus, welcher, im Gegensatz zu der Forelle und *Coregonus*, der bedeutendste ist. Zu den Ganglia sacci vasculosi gelangen dann vielfach wenige Bündel gekreuzt oder ungekreuzt. Ihre Zellen sind meistens größer, und wo der Kern gut ausgebildet ist (am schönsten bei *Limanda flesus* L.), stellt er eine hufeisenförmige Gruppe dar von riesigen Ganglienzellen, welche sich vom Tuberculum impar inferius an auf beiden Seiten nach unten herab ein wenig ausbreiten.

Bei den Haifischen zuletzt, begeben sich die mächtigen Tractus sacci vasculosi nach den beiden hier deutlich entwickelten Kernen, welche über dem Infundibulum miteinander durch einen starken Faserquerzug verbunden sind, die Commissura postinfundibularis inferior. Viele Saccusbündel ziehen aber an den Ganglia vorüber weiter nach oben, wie es scheint ohne sich zu kreuzen, und suchen auch hier das Thalamusdach auf. Ihnen gesellen sich Fasern aus den beiden Endstationen der Tractus sacci vasculosi zu.

Vielleicht daß die bei allen Fischen vorn im Thalamus eintauchenden Tractus sacco-thalamici nach den Centren des Riechapparates ziehen und so eine sekundäre Verbindung des Saccus vasculosus mit dem Vorderhirn darstellen, auch kommen allen Fischen noch zwei den Saccuskernen entspringende, nach hinten gerichtete Züge zu, die Tractus tubero-posteriores. Wohin sie gelangen ist nicht zu sagen, sie sind bis über die Commissura ansulata zu verfolgen, entziehen sich aber bald der weiteren Beobachtung, bringen aber wohl motorische Centren der Medulla mit dem Saccus in Verbindung.

Ich habe nun soviel als möglich alle diese Verhältnisse in ein Schema eingetragen (Fig. 38). Es zeigt einen Sagittalschnitt nahe an der Mitte durch das Fischgehirn, nur muß man sich für die Teleostier die Hypophyse viel mehr nach vorn und ganz von dem Saccus getrennt denken. Das Infundibulum, der Recessus posterior und der Recessus mammillaris sind aufgeschnitten, wie es auch tatsächlich der Fall sein kann bei Teleostiern ebenso wie bei Selachiern. Die Hypophyse legt sich nur dicht an den Saccus, steht aber in keiner Weise mit ihm in Verbindung, Blutgefäße und Nerven trennen beide Organe. Weiter sind die efferenten Fasern des Saccus vasculosus bräunlich, die afferenten schwarz gehalten. Die efferenten Fasern ziehen als breiter Tractus von den Sinneszellen im Saccusepithel unter den Recessus posterior und über den Recessus mammillaris nach dem Ganglion, welches sich unter und bis in das Tuberculum impar inferius verbreitet. Ein wenig über der Stelle, wo die gestrichelte Linie, welche die mediane Grenze der Ventrikelhöhlen vorstellt, den Tractus sacci vasculosi überschreitet, liegt die Kreuzung der Saccusbündel bei der Forelle und dem *Coregonus*. Bei den Ganglia angelangt, ziehen Fasern weiter nach oben als Tractus sacco-thalamicus, nach hinten geht der Tractus tubero-posterior.

Goldstein (1905) läßt diesen Tractus bei Forelle und *Cyprinus* von einem neuen Kern, dem Nucleus posterior tuberis, entsenden; hierhin gelangen nach ihm auch gekreuzte und ungekreuzte Fasern des Nervus hypophyseos.

Ich habe nirgends einen bestimmten Nucleus an dieser Stelle aufgefunden, vielfach wird wohl durch die Zellenbekleidung des Sulcus impar inferior der Höhlung über dem Tuberculum impar inferius ein solcher hier vorgetäuscht, und ebensowenig sah ich Hypophysennerven in dieser Gegend irgendwo endigen: sie ziehen immer nach vorn, und da ich auch bei den Haien diese Kerne nicht wiederfinde und hier auch die Bündel, welche der Hypophyse entspringen oder darin endigen, einen andern Weg gehen, so wird das Vorhandensein dieses Nucleus posterior tuberis im Hypothalamus nicht wahrscheinlich.

Es hat Kappers außer bei *Gadus* und *Galeus* auch bei Ganoiden (1907) einen Tractus sacci vasculosi aufdecken können; er war bei *Amia* weniger als bei *Lepidosteus* entwickelt, war bei beiden Arten aber nicht weit zu verfolgen. Bei *Acipenser* ist er am ersten von Goronowitsch (1888) gesehen, er nannte das Ganglion nucleus »Gli« und sagt, dieser liege auf beiden Seiten in dem ventralen Teil der Wandung des Kanals, welcher die Lobi infundibuli mit dem Mittelhirnventrikel verbindet. Ein Faserbündel zieht von jedem Kern distal, dorsal von den Lobi infundibuli, und war teilweise bis in den Saccus vasculosus zu verfolgen. Später hat dann Johnston (1902) diese Bahn wiedergefunden und auch ihren Ursprung aus dem Saccusepithel klargestellt; dazu war er es, welcher das zweite Fasersystem des Saccus erwähnt, die afferenten Bündel des Tractus thalamo-saccularis; es kommt nach ihm von Zellen in der Nähe des Corpus geniculatum und wurde auch bei *Amiurus* aufgefunden.

Weder bei *Amia* noch bei *Lepidosteus* wurde er aber von Kappers (1907) gesehen und auch bei *Petromyzon*, wo Johnston ihn erwähnt, von Schilling und mir nicht wiedergefunden.

Da nun *Petromyzon*, den Amphibien und den höheren Tieren allen ein Sinnesepithel in der hinteren Infundibularwandung fehlt, wie es auch von keinem da erkannt worden ist, so darf es nicht wundernehmen, daß auch hier kein Tractus sacci vasculosi gefunden wurde, aber da diesen Tieren auch die Blutgefäße fehlen, welche sonst einen so untrennbaren Teil des Saccus vasculosus darstellen, so darf man erwarten, auch den diese Gefäße innervierenden Tractus thalamo-saccularis hier nicht wiederzufinden. Dennoch ist hier ein solcher nach

JOHNSTON bei *Petromyzon* vorhanden und nach BOCHENEK bei *Salamandra*.

Weiter sagt JOHNSTON (1906) darüber S. 285:

"In mammals there is a sac with epithelial lining and dorsal to it a thick mass containing numerous cells of doubtful character and a rich plexus of nerve fibers (BERKELEY, CAJAL). From this plexus fibers pass into the epithelium to end freely among its cells (CAJAL, GEMELLI). The nerve plexus is connected with the brain by a large tract which runs along the raphe of the tuber cinereum. The tract takes origin from a nucleus situated directly over the optic chiasma. The tract and nucleus correspond in position to the afferent tract and its nucleus in fishes. The epithelial sense cells and the tractus saccothalamicus have not been described in mammals.

In all classes of vertebrates this outgrowth of the brain wall is present and is provided with nervous elements. Although the structure has been very incompletely studied, enough is known from fishes, amphibia and mammals to indicate that the relations of the saccus are fairly constant in the vertebrate series."

Schon oben habe ich dargetan wie wenig deutlich dieser Tractus thalamo-saccularis bei den Teleostiern zu erkennen ist. Einen bestimmten Zug gibt es eigentlich nicht; nur in GOLGI-CAJAL-Präparaten sieht man Fasern, welche ihren Ursprung in der Nähe der Opticuskreuzung haben, in den Saccus unter dem Epithel enden, und bei den Selachiern können immer noch Hypophysenfasern in diesen Tractus gemischt sein, und tatsächlich sah ich auch die Fasern, welche die Saccusgefäße innervieren, in Verbindung mit denjenigen, welche zu der Hypophyse treten. Die Bündel sind im Boden des Hypothalamus immer mehr oder minder zerstreut; niemals bilden sie ein in sich gut geschlossenes Fasersystem, weder auf Längs- noch auf Querschnitten leicht zu verfolgen.

Daher glaube ich auch, daß der oben genannte, bei den Amphibien und Mammalia gefundene Tractus thalamo-saccularis, nicht als solcher vorhanden ist, da es hier kein Sinnesepithel und keine Saccusgefäße gibt. Vielleicht sind es hier Fasern, welche teilweise die Hypophyse innervieren, teilweise den dem Recessus posterior homologen Teil der Infundibularhinterwand. Dieser Recessus, wie er auch so eigenartig bei den Haifischen entwickelt ist, bedarf noch näherer Forschung und gibt zu weiterer Untersuchung wohl Anlaß.

III. Die Blutgefäße des Saccus vasculosus.

Dieses Kapitel muß leider sehr unvollständig bleiben, da ich keine Gefäßinjektionen vorgenommen habe, nur was sich aus den vorhandenen Schnittserien erkennen ließ, werde ich hier zusammenfassen.

Dennoch zeigt sich ein wichtiges Ergebnis.

Die Blutversorgung des Saccus vasculosus ist eine doppelte, ein Netzwerk feiner Capillaren legt sich dicht unter sein Epithel, große weite Bluträume aber füllen die Höhlungen der Falten und Schläuche vollständig aus.

Am schönsten erkennt man dies an nach der Methode von Golgi-Cajal gefärbten Schnitten. Aus Fig. 37, Taf. XXXII, ist ersichtlich, wie hier bei der Forelle aus dem Infundibulum und den Mammillaria die Capillaren in den Saccus sich fortsetzen, wie sie überall unter dem Epithel ein Netz bilden und die großen von außen eingestülpten Räume der Falten umschlingen. Diese Räume sind auch sämtlich von Blut erfüllt und hängen an allen Seiten des Saccus miteinander zusammen.

Auch Rabl-Rückhardt (1883) sagt schon, daß ein weiter cavernöser sackförmiger Blutsinus den Saccus umspült und daß dieser Sinus vornehmlich im vorderen Teil von Bindegewebssepta durchsetzt ist. Diese Septa dürften wohl die Wandungen der Capillaren sein, welche ihm entgangen sind.

Außer bei *Trutta* habe ich ganz gleiche Bilder mit der genannten Methode bekommen bei *Gadus*, bei *Anguilla* und bei *Zoarces*, überall ist der Blutsinus bräunlich gefärbt, die feinen Capillaren aber dunkel bis schwarz sich dagegen abhebend.

Die Bluträume in den Falten stimmen überein mit denjenigen, welche sich am Außenrande des Saccus vorfinden. Die Capillaren dringen vielfach ins Epithel vor und legen sich zwischen die Zellen, wie es auch nach Studnička beim Ventrikelependym stattfindet, wo sie sogar bis ins Innere der Gehirnräume frei hineinragen können.

Woher stammen nun diese Capillaren und woher der geräumige Blutplexus?

Nur die Herkunft der Capillaren habe ich sicher beobachten können, sie hängen mit den feinsten Gefäßen des Infundibulums zusammen und bilden mit diesen ein System.

Aber woher der Blutsinus sein Blut empfängt, konnte ich nicht mit genügender Gewißheit bestimmen.

Bei 1 Tag alten *Trutta fario* L. gibt es noch keinen Sinus cephalicus, auch legen sich hier noch keine Gefäße an den Saccus; erst bei 25—30 mm langen Tieren ist der Saccus vasculosus ganz von Blutgefäßen umschlossen und dringt von diesen auch eines in die eben gebildete Falte ein, welches mit den außen anliegenden zusammenhängt. Aus welcher Blutbahn des Gehirns nun diese ihren Ursprung nehmen, habe ich an den vorhandenen Schnitten nicht feststellen können.

Auch bei 4 Tage alten *Coregonus* hat sich das in die Plica ventralis encephali eindringende Gefäß nicht zu einem Kopfsinus erweitert, ebensowenig bei 1 und 3 Tage alten Karpfen, aber während bei dem erwachsenen *Coregonus* der Saccus sehr blutreich ist, bleiben die Saccusgefäße beim Karpfen und *Leuciscus* zeitlebens ganz eng, obgleich auch hier der Unterschied zwischen den an dem Epithel eindringenden Capillaren und einem Blutsinus darunter zu erkennen war.

Bei *Muraena* aber legt sich schon am 3. Tag ein großer Sinus cephalicus an das ganze Infundibulum und den Saccus vasculosus (Fig. 11). Dieser Sinus ist eine erweiterte Querverbindung zwischen den embryonalen Arteriae mandibulares.

Auch bei *Anguilla* ist der Blutreichtum des Saccus schon frühzeitig ein sehr großer, ebenso bei den 14 mm langen *Gobius minutus* L. und den Embryonen des *Zoarces* von 30 mm Länge.

Ich sah bei diesen Arten von der Arteria basilaris nur Seitengefäße dorsal in der Medulla ihren Weg nehmen, nicht aber zu dem Saccus hinantreten. Die Capillaren kamen auch hier aus dem Infundibulum.

Wie aus dem abgebildeten Wandstück des Saccus von *Limanda* (Fig. 20) ersichtlich ist, gibt es auch bei diesem Organ die beiden Gefäßarten unter dem Sinnesepithel, die engen Capillaren sah ich niemals, auch nicht in andern Schnittserien, sich in den Blutsinus öffnen oder auf andre Weise mit ihm zusammenhängen. Bei den Selachiern liegen die Verhältnisse etwas anders. Einen so deutlichen Unterschied zwischen beiden Gefäßarten, wie bei den Teleostiern gibt es hier nicht; größere und kleinere Gefäße legen sich hier neben- und übereinander an den Saccus vasculosus (Fig. 12 u. 13), aber ein wirklicher Blutsinus wurde hier nicht aufgefunden. Bei *Raja* ist es deutlicher als bei *Acanthias*, wie außer den ganz dicht unter das Epithel dringenden Gefäßen noch eine zweite Schicht darüber liegt. Die oberen Blutbahnen stehen bisweilen mit den unteren in Verbindung, und haben vielleicht die gleiche Bedeutung wie der Sinus bei den Teleostiern.

Während der Saccus vasculosus von 11 cm langen *Raja*-Embryonen schon von einem reichen Gefäßnetz umsponnen wird, welches, wie ich glaube, aus der am hinteren Ende der Hypophyse entlang laufenden Bahn entspringt, sind bei den Embryonen von 3 cm Länge des *Acanthias* noch gar keine Blutgefäße an dieser Stelle zu erkennen; nur die Hypophyse wird von einem großen Blutleiter, dem Sinus hypophyseos versorgt, einem Teil des Sinus cephalicus, welcher hier aber als solcher nicht entwickelt ist.

Die nach vorn hakenförmig umgebogenen Außenenden der Arteria basilaris endigen blind, und auch von dort aus sehe ich keine Zweige an das Infundibulum herantreten. Nun finde ich auch bei erwachsenen Tieren, daß sich im Vordergrunde des Quergefäßes, welches die Pseudobranchialarterien vereinigt, an der Stelle, wo die beiden Carotides internae einander kreuzen und miteinander und mit der genannten Bahn zusammenhängen (Fig. 3), einige Löcher befinden, zwei bei *Acanthias*, drei bei *Mustelus*. Diese Löcher scheinen Zugänge zu Bluträumen der Hypophyse zu sein, wenigstens sah ich (Fig. 12) an der Stelle, wo das Organ vom angrenzenden Gewebe abgeschnitten wurde, ein Gefäß sich frei öffnen.

Die Gefäße der Hypophyse und wahrscheinlich nun auch des Saccus vasculosus stammen dann von der Arteria communicans posterior. Die internen Carotiden begeben sich noch weiter nach vorn als Arteriae cerebri, welche in der Nähe des Nervus opticus umbiegen und auf beiden Seiten, den Seiten des Thalamus entlang nach hinten ziehend, sich über dem Saccusende zur Arteria basilaris vereinigen.

Aus dem Sinus cephalicus entstehen nun, nach Rückert (1888) und Platt (1891), die Carotidenkreuzung und die Arteriae cerebri, und da der Sinus cephalicus, wenn vorhanden, sich so frühzeitig an den Saccus anlegt, läßt es sich wohl vermuten, daß auch später die Saccusgefäße aus der Carotidenkreuzung hervorgehen, oder wenn eine solche fehlt, aus der Arteria communicans posterior oder den Arteriae cerebri.

In der Literatur finde ich nur spärliche Angaben über diese Sache.

So sagt Gottsche (1835), daß die Mitte des Saccus vasculosus von Gefäßen versehen wird, welche durch das Foramen über die mittleren Ansula kommen, das Ende aber von Seitenzweigen der Arteria spinalis anterior. Mit dem ersten Gefäße sind wohl die Carotiden gemeint (?), die Arteria spinalis anterior ist die Arteria basilaris.

Dohrn (1886) gibt an, daß die bei den Teleostiern von den Pseudobranchien abgehenden Gefäße dieselben sind wie bei den Selachiern;

sie vereinigen sich bei den Embryonen mit der Carotis posterior (communis) und setzen sich als interne Carotiden ins Innere der Schädelhöhle fort; später aber löst sich die Verbindung mit der Carotis posterior und stellen die internen Carotiden eine Queranastomose dar, welche aber vor der Hypophyse liegt; bei den Selachiern liegt überdies noch eine hintere Verbindung in der Kreuzung vor, und hier ist denn auch der Circulus arteriosus Willisi vollständig.

Es ist nun wohl dieser Circulus arteriosus, aus dem der Saccus sein Blut bekommt; wo aber die Seitenzweige zu ihm sich abspalten, weiß ich nicht zu sagen.

Vielfach geht nun die Arteria basilaris einfach aus der Arteria communicans posterior hervor (bei *Rana* und dem Menschen z. B.).

Bing und Burckhardt (1905) erwähnen dies auch für *Ceratodus*. Aus der Arteria communicans posterior geht auch ein Zweig nach der Hypophyse ab, wie wir es bei *Acanthias* und *Mustelus* gefunden haben.

Die meisten Autoren leiten die Blutgefäße des Saccus aber von dieser Arteria basilaris her, was ich niemals beobachtet habe.

So heißt es bei Bela Haller (1896) S. 61:

»Es beginnen nun aus der Arteria basilaris (bei Forellenembryonen) auch Gefäße an die Drüsenwand heranzuwachsen, die dann allmählich in die vorgebildeten Räume zwischen den Faltensystemen einwuchern und somit nicht als die Ursache von deren Bildung zu betrachten sind. Der enge Ausführungsteil der Drüse bleibt stets frei von Gefäßen. Damit ist auch der Zustand, wie es die völlig entwickelte Drüse zeigt, erreicht.

Wie ich es bei Selachiern deutlich zu beobachten Gelegenheit hatte, tritt ein Ast aus der Basilararterie zur Anlage der Infundibulardrüse heran und verästelt sich auf derselben. Bei der Forelle spricht schon die enge Anlagerung des Organs an die Basilararterie während der Entwicklung deutlich dafür, daß die Vascularisation der Drüse nur von dieser Arterie aus erfolgt. Nach all dem, was ich beobachtet habe, muß ich annehmen, daß das mächtige Gefäßsystem der Infundibulardrüse kein Capillarnetz, sondern ein wahres Wundernetz ist. Die Endäste des zuführenden Gefäßes erweitern sich dabei in immenser Weise, durchziehen so von vorn nach hinten das ganze Gebilde und setzen sich hinten in die abführenden Gefäßäste fort, die wieder ihrerseits in die Vene einmünden.«

Aber auch die abführenden Gefäße war ich nicht imstande aufzufinden.

Inwieweit also Bela Hallers Vorstellung richtig ist, muß einstweilen noch dahingestellt bleiben.

Eine andre Frage ist, ob die Capillaren mit diesem Wundernetz, mit dem Blutsinus also, in Verbindung treten. So weit die vorhandenen Präparate eine Deutung gestatten, glaube ich, daß es sich hier um zwei vollkommen getrennte Systeme handelt, einen arteriellen Plexus, und ein sich unterm Epithel ausspinnendes Capillarnetz.

Jedenfalls genügen diese Capillaren ganz für die Stoffwechselbedürfnisse des Saccusepithels, und muß den weiten Bluträumen, welche in die Falten eindringen, eine andre Deutung beigemessen werden, und zwar eine in Zusammenhang mit der Sinnesfunktion des Saccus vasculosus.

Schluß.

Fassen wir die wichtigsten Befunde der drei Kapitel noch einmal zusammen, so ergibt sich, daß der Saccus vasculosus ein Sinnesorgan ist, dessen Epithel niemals in absondernder Tätigkeit beobachtet wurde und sich nur aus Sinneszellen und den zwischen sie eingelagerten Stützzellen aufbaut.

Die Sinneszellen sind Krönchenzellen, welche ihre Ausläufer in die Tractus sacci-vasculosi senden. Zwei solcher Tractus ziehen ins Gehirn und endigen teilweise gekreuzt oder ungekreuzt an den in der Nähe des Tuberculum impar inferius des Haubenwulstes beiderseits gelegenen Ganglia sacci vasculosi, teilweise steigen sie, wohl immer nach Kreuzung, noch weiter nach oben und werden bis ins vordere Thalamusdach beobachtet. Von den Kernen gehen die Tractus tuberoposteriores nach hinten in die Medulla. Die sekundären Beziehungen sind also noch unbekannt. Einstweilen mag der Tractus sacco-thalamicus eine Verbindung darstellen mit dem Vorderhirn und also mit den Geruchscentren, oder Beziehungen mit den Kleinhirnbahnen nach dem oberen Thalamus bewirken. Der Tractus tubero-posterior begibt sich wohl nach den motorischen Centren in der Medulla, wie auch Johnston vermutet.

Weiter legen sich außer Capillaren, welche den Stoffwechsel des Saccusepithels besorgen, ein reiches Geflecht darunter bildend, bei den Teleostiern noch ein großer Blutsinus, bei den Selachiern größere Gefäße in den Falten des Saccus vasculosus an, und diese stehen in Beziehung mit seiner Sinnesfunktion.

Schön ausgebildet, falten- und blutreich ist das Organ bei den Selachiern und den meisten Seeteleostiern, am größten bei den beiden

Tiefseefischen, *Leucicorus* und *Bassozetus*; weniger vollkommen bei den Flußbewohnern, verschwindet er fast ganz bei den im seichten Wasser lebenden Fischen. Bei den letzteren wird der winzige Rest auch am spätesten angelegt, und auch bei *Acanthias* ist die Entwicklung den Rochen gegenüber sehr verzögert, und zweifellos hängt dies mit dem spät ins Freie kommen der jungen Tiere zusammen. Äußerst früh steht der Saccus aber ganz fertig und funktionsfähig da bei den Muränoiden und Anguilliden und vielen andern pelagischen Larven.

Bei den Muränoiden sind am Tage des Ausschlüpfens die Sinneszellen schon ganz ausgebildet und legt sich ein mächtiger Sinus cephalicus an das Organ und das ganze Infundibulum an. Bei Leptocephalen und Glasaalen ist der Saccus vasculosus bald reich gefaltet und von viel Blut umspült, bleibt auf gleicher Höhe stehen, wenn die jungen Aale die Flüsse hinaufzuschwimmen anfangen, und die alten Tiere zeigen dann wieder Verhältnisse wie wir sie auch sonst bei Flußbewohnern auffinden.

Ohne Zweifel kommt auch dem homologen Infundibularorgan des *Amphioxus*, wo es schon bei jungen Larven bei noch offenem Neuroporus tätig ist, eine gleiche Deutung wie der Saccus vasculosus zu und ist vielleicht auch die Flimmergrube der Tunicaten nicht bloß ein analoges, sondern auch ein homologes Sinnesorgan.

Wenn wir nun jetzt die mögliche Funktion des Saccus betrachten, so darf man all diese Ergebnisse nicht außer acht lassen.

Es gibt drei Möglichkeiten:

1) Da die Sinneszellen mit ihren Krönchen ins Innere des Saccusraumes hervorragen, und diese also von Cerebrospinalflüssigkeit umspült werden, können sie von etwaigen Veränderungen in Druck oder Zusammensetzung dieser Flüssigkeit gereizt werden.

2) Die mächtige Gefäßversorgung kann nicht die Bedeutung haben nur den Gaswechsel der Zellen zu besorgen, vielmehr muß die Funktion des Saccus aufs engste mit dieser reichen Blutversorgung verknüpft sein.

3) Es kann dem Saccus vasculosus nur eine Bedeutung beigemessen werden in Verbindung mit dem Wasserleben der ihn aufweisenden Tiere; kein einziges Landtier hat dieses Sinnesorgan, noch wurden irgendwo die charakteristischen Krönchenzellen aufgefunden.

1) Johnston, welcher zuerst sich für eine Sinnesnatur der Saccuszellen ausgesprochen hat, sagt über ihre Funktion folgendes (1906) S. 285:

“The only suggestion regarding its function is that it serves as an organ for controlling the character of the cerebrospinal fluid. Its plentiful bloodsupply and its thin wall adapt it for secreting fluid into the brain ventricle. The existence of a double nerve supply, both centripetal and centrifugal, indicates that it does more than simply secrete. The ciliated cells must be regarded as sense cells and it is conceivable that they may be stimulated by changes of either pressure, density or chemical character in the cerebrospinal fluid. In reponse to these stimuli the saccus may secrete some specific constituents of the ventricular fluid. The tract which ends in the saccusepithelium would arouse or control this secretive activity."

Eine Secretion findet sich aber in dem Saccus sicher nicht vor, und ich sah die afferenten Fasern nur die Blutgefäße innervieren; so bleibt nur die Reizung durch die Cerebrospinalflüssigkeit übrig. Aber eine solche Deutung ohne weiteres trägt einerseits keine Rechnung mit dem verschiedenartigen Vorkommen, der wechselnden Ausbildung und der ungleichen Entwicklung des Saccus vasculosus bei den verschiedenen Fischarten, anderseits darf ein so feines und verwickelt gebautes Sinnesorgan, wie es z. B. bei den Seefischen sich vorfindet, wohl nicht nur den Zweck haben, die den Saccus und die Gehirnventrikel ausfüllende Flüssigkeit in ihrer Wirkung zu prüfen, da die Cerebrospinalflüssigkeit wohl immer ganz gleichmäßig zusammengesetzt und wenig wechselnd, auch ziemlich bedeutungslos ist. Und dann wird man sich auch fragen, ist die Wirkung dieses Saftes bei den keinen Saccus habenden Landtieren denn eine so ganz andre?

2) Zweifellos muß der Saccus vasculosus funktionelle Beziehungen zu seinen großen Bluträumen haben, und Johnston hat dies früher in seiner Arbeit über das *Acipenser*-Gehirn (1902) auch gemeint. Er läßt den Apparat auch den Blutdruck in den Gehirngefäßen kontrollieren, und es sollte indirekt auch die Wirkung des Herzens und des ganzen Blutdruckes im Leibe beeinflussen auf dem Wege des Vagus. Der Tractus tubero-posterior zieht dann wohl nach vasomotorischen Centren in der Medulla.

Der Verfasser erwähnte damals auch das Vorkommen der Saccussinneszellen in den größeren Gehirngefäßen, und dieser Befund hat ihn vielleicht eher zu obiger Auffassung geführt als der Bau des Saccus selbst. Nun, Krönchenzellen in den Blutgefäßen gibt es wohl nicht; und nach Huber wird ein regelmäßiger Druck des Blutes in den Gehirngefäßen, wenigstens bei den Säugern, durch Fasern in den Wänden der Piaarterien gesichert.

Und da auch die Herzwirkung nicht nur für die Fische von höchster Bedeutung ist, so ist auch diese zweite Auffassung nicht ganz befriedigend, denn warum hat z. B. der Hecht keinen Saccus, ist denn hier das Gehirn für Ungleichmäßigkeiten in dem Kreislauf wieder auf andre Weise geschützt? Und warum ist das Organ bei den Muränoiden so frühzeitig funktionsfähig schon auf einer Entwicklungsstufe, wenn es noch gar keine Gehirngefäße gibt?

In dem Saccus vasculosus, wie wir seinen Bau erkannt haben, liegt aber wirklich ein schöner Apparat vor für die Messung des Blutdruckes oder vielleicht besser noch für die Zusammensetzung des Blutes.

Füllen sich die größeren Gefäße strotzend mit Blut, so dringen die Epithelien der Saccuswände nahe aufeinander, und der zusammengepreßte Inhalt des Saccus setzt die Krönchen in Bewegung, welche diese Reize auf die Neurofibrillen übertragen können. Tatsächlich ist denn auch der Saccus vasculosus sehr wechselnd von Blut ausgefüllt, bisweilen ist er fast ganz leer, bald nähern sich aber die Wandzellen so sehr, daß gar kein Raum zwischen ihnen übrig bleibt. So konnte also die Änderung des Blutdruckes mechanisch percipiert werden. Aber auch ein osmotischer Apparat ließe sich in dem Saccus denken, und es findet vielleicht eine Reizung durch die osmotischen Druckverschiedenheiten des Blutes statt; auch diese Wirkung des Saccus vasculosus muß eine ganz spezielle sein, und verschiedenartig je nach der Ausbildung des Organs.

3) Zuletzt das Wasserleben. Hierfür kommen folgende Reize in Betracht. Es können die Strömungen und die Schwingungen im Wasser empfunden werden, die Richtung und das Gleichgewicht im Wasser, der Druck, die Temperatur, die Gaslösung, vornehmlich der Sauerstoffgehalt und die Salzlösungen des Wassers.

Strömungen und Schwingungen, die Temperatur und die Salzlösungen können wohl nur äußerliche Sinnesorgane reizen, welche in der Epidermis oder in der Darmwandung liegen, also nicht den Saccus vasculosus.

Es gibt nun schon ein Organ für die Perception der Wasserströmungen, die Sinneszellen der Endhügel des Lateralorgans (Hofer), und die Schwingungen werden von dem Gehörorgan aufgefangen. Nervenendigungen in der Epidermis werden wohl den Temperaturwechsel empfinden, und die im Wasser gelösten Stoffe werden nach Johnston von den sogenannten »Endbuds«, Nervenendorganen in der Mundhöhle, in den Kiemenlöchern und in dem Darm unterschieden.

Dem Gleichgewicht dient bekanntlich der statische Apparat; um die Richtung im Wasser aufzufinden, hat man aber, wie ich glaube, noch kein bestimmtes Sinnesorgan bei den Fischen gefunden. Doch müssen die Fische sicher ihren Weg unterscheiden können, wie einige flußbewohnende Arten einen bestimmten Ort im Meer zur Laichzeit aufsuchen. Doch wie die Fische Süd und Nord oder Ost und West unterscheiden können, ist vorläufig nicht begreiflich, und daß der Saccus vasculosus für eine solche Orientation dienen sollte, dafür gibt es auch keinen einzigen Anhaltspunkt. Allein für die Richtung von oben nach unten, also für die Tiefe des Wassers, kommen zugleich andre Sachen mit in Betracht. Mit der Tiefe nimmt ja der Wasserdruck zu, und der Druck, unter welchem die Gaslösungen stehen.

Mit je 10 m vermehrt sich der Wasserdruck um 1 Atmosphäre, so daß die Tiere hierfür wohl empfindlich sein müssen.

Bleibt also noch immer der Druck des Wassers und der seiner Gaslösungen übrig, welche den Saccus reizen können.

Nach Fuchs sollte auch der Druck auf den Endhügel der Lateralorgane einwirken, aber doch wohl nur, wenn zugleich hiermit Strömungen im Wasser hervorgerufen werden.

Für das Messen des Druckes kann also der Saccus vasculosus noch in Betracht kommen, aber dies könnte nur auf dem Wege der Blutgefäße stattfinden, und das ist gar nicht unmöglich, und auch der Sauerstoffdruck des Wassers wird hier wohl percipiert.

Mit dem erhöhten Druck und der niedrigen Temperatur nimmt die Konzentration des Sauerstoffes zu, und dies ist von höchster Bedeutung für den Blutdruck und den ganzen Kreislauf. Der mechanische Wasserdruck ist aber an und für sich bedeutungslos, da das Wasser den ganzen Fischleib durchdringt und Innen- und Außendruck bald gleich sind, wenn die Tiere nicht zu schnell sich von einer Wasserschicht in die andre begeben.

Und so mag vielleicht der Saccus vasculosus ein Organ sein, welches die Sauerstoffkonzentration des Wassers zu prüfen weiß, und auf diese Weise könnte der Fisch auch imstande sein, die ihm zusagende Tiefe des Wassers aufzufinden. Daher will ich das neue Sinnesorgan ein Tiefeorgan nennen, oder wenn man ein Fremdwort will, ein benthisches Organ[1].

So ist jedenfalls der reichlichen Blutversorgung des Saccus Rechnung getragen und wird auch das nur bei Wassertieren Vorhandensein eines solchen berücksichtigt.

Daß der Saccus aber nicht die Tätigkeit der Hypophyse reguliert, erkennt man sogleich, wenn man bedenkt, wie groß dieser Hirnanhang bei den Amphibien und *Ceratodus* wird, wo ein Saccus vasculosus aber fehlt. Beziehungen zu der Schwimmblase sind, wie es mir scheint, ausgeschlossen, da die Selachier keine Schwimmblase haben und es auch Teleostier mit großem Saccus gibt, welchen dieses Organ ebenso fehlt, wie z. B. *Anarrhichas*.

---

[1] *βένϑος*, Meerestiefe.

Wenn nun der Saccus als Tiefeorgan gedeutet wird, glaube ich auch, daß die oben beschriebenen Tatsachen auf befriedigende und nicht allzu gezwungene Weise ihre Erklärung finden.

Nun wird es verständlich, daß ein Saccus viel besser bei den Meeresbewohnern ausgebildet wird, als bei den Fischen der Flüsse und Binnengewässer; daß er erst spät in die Erscheinung tritt bei den letzteren und bei dem lebendig gebärenden *Acanthias*, wo er erst zur vollkommenen Entwicklung kommt, wenn die jungen Tiere den Mutterleib verlassen und ins Freie schwimmen.

Und so sehen wir auch die jungen Muränoiden, sobald sie die Eihüllen verlassen haben und als kleine Vorlarven tiefere Wasserschichten aufsuchen, mit einem schönen Tiefeorgan ausgestattet, und ebenfalls kommt das Organ bei den in größerer Tiefe lebenden älteren Leptocephalen bald zur weiteren Entfaltung, erreicht eine große Entwicklung, bleibt aber auf dieser Stufe nahezu stehen bei den jungen Glasaalen, sobald sie die Flüsse hinaufzuschwimmen anfangen. So fehlt auch dem *Amphioxus* und den Tunicaten kein Tiefeorgan, welches doch wohl für alle Meeresbewohner von Bedeutung sein muß, und in irgend einer Form wohl bei allen auftreten wird.

So sind vielleicht die Seitenorgane der Nemertinen, wo auch die Sinneszellen groß und bauchig sind und die vielen Sinneshaare auf einem Köpfchen tragen, und die Wimperorgane auf der Scheitelplatte der *Tornaria* und *Trochophora* auch Tiefeorgane. Hier sind auch die vorhandenen Haare aktiv nicht beweglich.

Aber ich darf nicht zu weit gehen, sonst würde noch alles was Sinneshaare trägt, Tiefeorgan werden.

Ich bin mir nun ganz bewußt, wie spekulativ die obigen Auseinandersetzungen sind, und wie wenig man eigentlich die Funktion eines Organs nur aus dem anatomischen Bau, der Entwicklung und dem Vorkommen schließen darf, aber wenn dies alles zu neuen Forschungen und vornehmlich auch zu experimentellen Untersuchungen über dieses so schöne und eigenartige Sinnesorgan Anlaß geben würde, so hätte dieser Schluß doch seinen Zweck nicht ganz verfehlt.

Leyden, im April 1910.

Literaturverzeichnis.

1908. Phelps Allis, The Pseudobranchial and Carotid Arteries in the Gnathostome Fishes. Zool. Jahrbücher, Abt. Anat. u. Ontog. Bd. XXVII.

1897. Apáthy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. XII. H. 4. 1897.

1889. Ayers, The Morphology of the Carotids, based on a Study of the Bloodvessels of Chlamydoselachus anguineus Garman. Bulletin of the Museum of Comp. Zoölogy at Harvard College in Cambridge. Vol. XVII. 1889.

1905. Ballowitz, Die Riechzellen des Flußneunauges (Petromyzon fluviatilis L.). Archiv für mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. LXV. 1905.

1908. Bielschowsky, Eine Modifikation meines Silberimprägnationsverfahrens zur Darstellung der Neurofibrillen. Journal für Psychologie und Neurologie. Bd. XII. 1908.

1905. Bing und Burckhardt, Das Centralnervensystem von Ceratodus fosteri. Zool. Forschungsreisen in Australien und dem Malaiischen Archipel von Semon. Lief. 24. Bd. I. Ceratodus.

1901. Boeke, Die Bedeutung des Infundibulums in der Entwicklung der Knochenfische. Anat. Anzeiger. Bd. XX. Nr. 1. 1901.

1902a. — On the development of the entoderm, of Kupffer's vesicle, of the mesoderm of the head and of the infundibulum in Muraenoids. Kon. Acad. van Wetensch. Amsterdam Proceedings 1902.

1902b. — Über das Homologon des Infundibularorgans bei Amphioxus. Anat. Anzeiger. Bd. XXI. Nr. 15. 1902.

1903. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier. II. Die Segmentierung des Kopfmesoderms, die Genese der Kopfhöhlen, das Mesectoderm der Ganglienleisten und die Entwicklung der Hypophyse bei den Muränoiden. Petrus Camper Dl. II. Afl. 4. 1903.

1908. — Das Infundibularorgan im Gehirn des Amphioxus. Anat. Anzeiger. Bd. XXXII. H. 19/20. 1908.

1908. Botezat, Die sensiblen Nervenendapparate in den Hornpapillen der Vögel im Zusammenhang mit Studien zur vergleichenden Morphologie und Physiologie der Sinnesorgane. Anat. Anzeiger. Bd. XXXIV. Nr. 19. 1909.

1891. Burckhardt, Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Diese Zeitschr. Bd. LII. H. 3. 1891.

1890. Bürger, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen nebst Beiträgen zur Systematik. Diese Zeitschr. Bd. L. 1890.

1905. Carazzi, Sul sistema arterioso di Selache maxima e di altri Squalidi. Anat. Anzeiger. Bd. XXVI. Nr. 25. 1905.

1902. Catois, Recherches sur l'histologie et l'anatomie microscopique de l'encephale chez les poissons. Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique. T. XXXVI. 1902.

1901. E. von Cyon, Zur Physiologie der Hypophyse. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie. Bd. LXXXVII. 1901.

1886. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers XI. Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier. Mitt. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. VII. H. 1. 1886.

1899 Eckers und Wiedersheims Anatomie des Frosches. Neu bearbeitet von Gaupp. Abt. II. 2. Aufl. 1899.

1895. Edinger, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. 2. Das Zwischenhirn. Abh. der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft. Bd. XVIII. 1895.

1904—08. — Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Tiere. Bd. I. 1904. Bd. II. 1908.

1898—1901. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. 1898. Bd. II. 1901.

1907a. Gentes, Lobe nerveux de l'hypophyse et sac vasculaire. Compt. rend. hebdom. des séances et des mémoires de la Société de Biologie. 1907. T. I.

1907b. — La glande infundibulaire des Vertébrés. Réunion biologique de Bordeaux. Juillet 1907. Compt. rend. hebdom. des séances et des mémoires de la Société de Biologie. 1907. T. II.

1908. — Développement comparé de la glande infundibulaire et des plexus, choroides dorsaux chez la Torpille. Compt. rend. hebdom. des séances et des mémoires de la Société de Biologie 1908. T. I.

1904. Gierse, Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von Cyclothone acclinidens. Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch. Bd. XXXII. H. 4. 1904.

1905. Goldstein, Untersuchungen über das Vorderhirn und Zwischenhirn einiger Knochenfische. Archiv für mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. LXVI. 1905.

1888. Goronowitsch, Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XIII. H. 3/4. 1888.

1835. Gottsche, Vergleichende Anatomie des Gehirns der Grätenfische. Müllers Archiv für Anatomie, Physiologie und wiss. Medizin. 1835.

1902. Grönberg, Die Ontogenese eines niedern Säugergehirns nach Untersuchungen an Erinaceus europaeus. Zool. Jahrbücher, Abt. für Anatomie. Bd. XV. 1902.

1896. B. Haller, Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XXV. H. 1. 1896.

1909. Held, Die Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren. 1909.

1892. Herrick, Additional Notes on the Teleost. Brain. Anat. Anzeiger. Bd. VII. Nr. 13 u. 14. 1892.

1908. Hirsch-Tabor, Über das Gehirn von Proteus sanguineus. Archiv mikrosk. Anat. und Entwicklungsgeschichte. Bd. LXXII. 1908.

1901—1903. Hochstetter, Die Entwicklung des Blutgefäßsystems. Hertwigs Handbuch der vergl. und exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. III. 2. T. 1901—1903.

1901. Holt, Observations on the Development of the Teleostean Brain. Zool. Jahrbücher. Abt. für Anatomie. Bd. IV. 1891.

1872. Hyrtl, Die Kopfarterien der Haifische. Denkschriften der Kais. Akademie der Wissenschaften Wien. Math.-Naturw. Klasse. Bd. XXXII. Abt. 1. 1872.

1906. Ihle, Bydragen tot de kennis van de Morphologie en Systematiek der Appendicularien. Proefschrift. 1906.

1905. Johansen, Remarks on the life history of the young post-larval eel (Anguilla vulgaris Turt.). Meddelelser fra Kommissioner for Havundersøgelser. Serie Fiskerie. Bd. I. No. 6. 1905.

1902a. Johnston, The Brain of Acipenser. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Brain. Zool. Jahrb. Abt. für Anat. Bd. XV. 1902.

1902b. — The brain of Petromyzon. The Journal of comp. Neurology. Vol. XII. Nr. 1. 1902.

1906. — The Nervous System of Vertebrates Philadelphia. 1906.

1887. Julin, Des origines de l'aorte et des carotides chez les poissons Cyclostomes. Anat. Anzeiger. Bd. II. Nr. 8. 1887.

1906. Ariens Kappers, The Structure of the Teleostean and Selachian Brain. Journ. of compar. Neurology and Psychology. Bd. XVI. 1. 1906.

1907. — Untersuchungen über das Gehirn der Ganoiden Amia calva und Lepidosteus osseus. Abh. der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Bd. XXX. H. 3. 1907.

1905. Kellicot, The development of the Vascular System of Ceratodus. Anat. Anzeiger. Bd. XXVI. No. 7/8. 1905.

1895. Kingsbury, Brain of Necturus maculatus. The Journal of Comp. Neurologie. Vol. V. 1895.

1893. C. v. Kupffer, Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. 1. Heft. Die Entwicklung des Kopfes von Acipenser sturio. 1893.

1894a. — 2. Heft. Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes planeri. 1894.

1895. — 3. Heft. Die Entwicklung der Kopfnerven von Ammocoetes planeri. 1895.

1900. — 4. Heft. Zur Kopfentwicklung von Bdellostoma. 1900.

1894b. — Die Deutung des Hirnanhanges. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. 1894.

1903—1905. — Die Morphogenie des Centralnervensystems. Hertwigs Handburch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. II. T. 3. 1903—1905.

1909. Ray Lankester, A Treatise on Zoology. Part IX. Vertebrata craniata. First Fascicle: Cyclostomes and Fishes by E. S. Goodrich. 1909.

1894. Lundborg, Die Entwicklung der Hypophysis und des Saccus vasculosus bei Knochenfischen und Amphibien. Zool. Jahrbücher. Abt. für Anatomie. Bd. VII. H. IV. 1894.

1891. Malme, Studien über das Gehirn der Knochenfische. Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar. Bd. XVII. Afd. IV. Nr. 3. 1891.

1897. Mayer, Das Centralnervensystem von Ammocoetes. Anat. Anzeiger. Bd. XIII. Nr. 24. 1897.

1882. Mayser, Vergl. anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. H. 2. 1882.

1900. Metcalf, Notes on the Morphology of the Tunicata. Zool. Jahrbücher. Abt. Anat. u. Ontog. Bd. XIII. H. 4. 1900.

1871. Wilhelm Müller, Über Entwicklung und Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri. Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft. Bd. VI. 1871.

1906. Neumayer, Histogenese und Morphogenese des peripheren Nervensystems der Spinalganglien und des Nervus sympathicus. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. II. T. 3. 1906.

1899. Peter, Das Centrum für die Flimmer- und Geißelbewegung. Anat. Anzeiger. Bd. XV. Nr. 14. 15. 1899.

1891. Platt, A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head based on a study of Acanthias vulgaris. Journal of Morphology. Vol. V. 1891.

1883. Rabl-Rückhard, Das Großhirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1883.

1892. Raffaele, Ricerche sullo sviluppo del sistema vascolare nei Selacei. Mitt. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. X. H. 3. 1892.

1893. Retzius, Studien über Ependym und Neuroglia. Das Gehirn und das Auge von Myxine. Biol. Untersuchungen. Neue Folge. 1893.

1895. — Über ein dem Saccus vasculosus entsprechendes Gebilde am Gehirn des Menschen und andrer Säugetiere. Biol. Untersuchungen. Neue Folge. VII. 1895.

1896. Sauerbeck, Beiträge zur Kenntnis vom feineren Bau des Selachierhirns. Anat. Anzeiger. Bd. XII. Nr. 2. 1896.

1907. Schilling, Über das Gehirn von Petromyzon fluviatilis. Abh. der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Bd. XXX. H. 3. 1907.

1898—1904. Seeliger, Tunicata Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. III. Suppl. 1898—1904.

1868. Stieda, Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Diese Zeitschr. Bd. XVIII. H. 1. 1868.

1899a. Studnička, Über Flimmer- und Cuticularzellen mit besonderer Berücksichtigung der Centrosomenfrage. Sitzungsberichte der kön. böhm. Gesellschaft der Wissenschaften. Math. Naturw. Klasse. 1899.

1899b. — Über das Ependym des Centralnervensystems der Wirbeltiere. (Vorläufige Mitteilung.) Sitzungsberichte der königl. böhm. Gesellschaft der Wissenschaften. Math. Naturw. Klasse. 1899.

1900. — Untersuchungen über den Bau des Ependyms der nervösen Centralorgane. Anat. Hefte. Arbeiten aus Anat. Instituten. Heft XLVIII. 1900.

1901. — Einige Bemerkungen zur Histologie der Hypophysis cerebri. Sitzungsberichte der königl. böhm. Gesellschaft der Wissenschaften. Math. Naturw. Klasse. XXXII. 1901.

1906. Trojan, Ein Beitrag zur Morphologie des Tiefseefischgehirns. Memoirs of the Museum of Comp. Zoölogy at Harvard College. Vol. XXX. Nr. 3.

1887. Waldschmidt, Beitrag zur Anatomie des Centralnervensystems und des Geruchsorgans von Polypterus bichir. Anat. Anzeiger. Bd. II. Nr. 11. 1887.

1907. Wallenberg, Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier. Anat. Anz. Bd. XXXI. Nr. 15/16. 1907.

1905. Ziehen, Morphogenie des Centralnervensystems der Säugetiere. Die Histogenese von Hirn- und Rückenmark. Entwicklung der Leitungsbahnen und der Nervenkerne bei den Wirbeltieren. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. II. T. 3. 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

Art.bas, Arteria basilaris;
Art.cer, Arteria cerebri;
Art.ps, Arteria pseudobranchialis;
Bl, Blutgefäße;
Bl.sin, Blutsinus;
Car.comm, Carotis communis;
Car.int, Carotis interna;
Ch, Chorda;
Comm.ant, Commissura anterior;
Comm.cer, Commissura cerebellaris;
Comm.hab, Commissura habenularis;
Comm.inf, Commissura postinfundibularis inferior;
Comm.post, Commissura posterior;
Ep, Epiphyse;
Gl.sac.vasc, Ganglion sacci vasculosi;
Hyp, Hypophyse;
Inf, Infundibulum;
Kap, Capillaren;
Lob.lat, Lobus lateralis;
Med, medianes Bündel des Tractus sacco-thalamicus;
N.sac.vasc, Nervus sacci vasculosi;
Ocul, Nervus oculomotorius;
Opt, Nervus opticus;
Rec.hyp, Recessus hypophyseos;
Rec.lat, Recessus lateralis;
Rec.mam, Recessus mammillaris;
Rec.opt, Recessus opticus;
Rec.post, Recessus posterior;
Sac.vasc, Saccus vasculosus;
Sin.ceph, Sinus cephalicus;
Spir, Spiraculum;
Tr.olf.lob.lat, Tractus olfacto-lobaris lateralis;
Tr.sac.thal, Tractus sacco-thalamicus;
Tr.sac.vasc, Tractus sacci-vasculosi;
Tr.thal.sac, Tractus thalamo-saccularis;
Tr.tub.post, Tractus tubero-posterior;
Tub.imp, Tuberculum impar inferius.

Tafel XXIX.

Fig. 1. *Coregonus oxyrhynchus* L. Ventrale Ansicht des Gehirns. Vergr. 2.

Fig. 2. *Perca fluviatilis* L. Dieselbe Vergr. 2.

Fig. 3. *Squalus acanthias* L. Ventrale Ansicht des Hypothalamus und der zutretenden Gehirnarterien. Nat. Gr.

Fig. 4. *Trutta iridea*. 1jährig. Sagittaler Schnitt nahe bei der Mittellinie durch den Saccus vasculosus und den Hypothalamus. Bielschowsky-Pollack. 10 μ. Vergr. 26. Der Tractus sacci vasculosi bräunlich.

Fig. 5. *Perca fluviatilis* L. Sagittaler Schnitt nahe bei der Mittellinie durch den Saccus vasculosus. Sublimat-Eisessig. Held. Molybdänhämatoxylin. 10 μ. Vergr. 26.

Fig. 6. *Cyprinus carpio* L. 9,5 cm. Medianer Längsschnitt durch das

Infundibulum. Sublimat-Eisessig. Heidenhainsches Hämatoxylin, Eosin. 5 μ. Vergr. 26.

Fig. 7. *Cyprinus carpio* L. 3 Tage alt. Medianer Längsschnitt durch das Gehirn. Hermann-Sublimat, Heidenhainsches Hämatoxylin, Eosin. 5 μ. Vergr. Zeiss, Oc. 2, Obj. A.

Fig. 8. *Anguilla anguilla* L. Sagittaler Schnitt nahe der Mittellinie durch den Hypothalamus und den Saccus vasculosus. Sublimat-Eisessig. Heidenhainsches Hämatoxylin, Eosin. 10 μ. Vergr. 26.

Fig. 9. *Zoarces viviparus* L. Medianer Längsschnitt durch den Saccus vasculosus. Sublimat-Eisessig. Held, Molybdänhämatoxylin. 5 μ. Vergr. 26.

Fig. 10. *Squalus acanthias* L. 3 cm. Medianer Längsschnitt durch den Kopf des Embryos. Sublimat-Formol, Heidenhainsches Hämatoxylin, Eosin. 5 μ. Vergr. 17.

Tafel XXX.

Fig. 11. Muränoide, 4. Tag der Entwicklung, eben ausgeschlüpft. Medianer Längsschnitt durch den Kopf. Sublimat-Eisessig. Heidenhainsches Hämatoxylin, Eosin. 5 μ. Vergr. Zeiss, Oc. 4, Obj. A.

Fig. 12. *Squalus acanthias* L. Medianer Längsschnitt durch den Saccus vasculosus. Bielschowsky-Pollack. 15 μ. Vergr. 14.

Fig. 13. *Squalus acanthias* L. Querschnitt durch den vorderen Teil des Saccus vasculosus Bielschowsky. Pyridine-Vorbehandlung. 15 μ. Vergr. 26.

Fig. 14. *Trutta iridea*, 1 jährig. Sinneszellen aus dem Saccus vasculosus. Cajal, 1 %iges Silbernitrat. Vergr. Zeiss, Oc. 4, Hom. Imm. 1/12.

Fig. 15. *Trutta fario* L. 25—30 mm. Junge Sinneszellen aus dem Saccus vasculosus. Sublimat-Formol, Heidenhainsches Hämatoxylin, Eosin. 5 μ. Vergr. Zeiss, Oc. 4, Hom. Imm. 1/12.

Fig. 16. Muränoide. Anfang des 3. Tages der Entwicklung. Querschnitt durch vier junge Sinneszellen des Saccus vasculosus. Sublimat-Eisessig, Heidenhainsches Hämatoxylin, Eosin. 5 μ. Vergr. Zeiss, Oc. 4, Hom. Imm. 2 mm.

Fig. 17. *Raja clavata* L. Sinneszelle aus dem Saccus vasculosus. Sublimat-Salpetersäure, Goldchlorid. 5 μ. Vergr. Zeiss, Oc. 4, Hom. Imm. 1/12.

Fig. 18. *Zoarcus viviparus* L. *a*, Querschnitt durch das Gehirn und den Saccusstiel nach der Linie *a*—*b* der Fig. 9. Sublimat-Formol, Heidenhainsches Hämatoxylin, Eosin. 10 μ. Vergr. 11.

b, Der Saccusstiel mit dem Nervus sacci vasculosi. Vergr. Oc. 4, Obj. A.

Fig. 19. *Zoarces viviparus* L. Drei Sinneszellen aus dem Saccus vasculosus von oben gesehen, zwei auf die Köpfchen eingestellt. Sublimat-Formol, Heidenhainsches Hämatoxylin, Eosin. 10 μ. Vergr. Zeiss, Komp.-Oc. 12, Hom. Imm. 1/12.

Tafel XXXI.

Fig. 20. *Limanda flesus* L. Stück der Wandung des Saccus vasculosus. Sublimat-Eisessig, Heidenhainsches Hämatoxylin, Eosin. 5 μ. Vergr. Zeiss, Oc. 4, Hom. Imm. 2 mm.

Fig. 21. *Trutta iridea*, 1 jährig. Sinneszellen aus dem Saccus vasculosus. Golgi-Cajal 125 μ. Vergr. Zeiss, Oc. 4, Obj. D.

Fig. 22. *Trutta iridea*. 1 jährig. Dieselbe 100 μ. Vergr. Zeiss, Oc. 4, Obj. D.

Fig. 23. *Trutta iridea.* 1 jährig. Dieselbe 150 μ. Vergr. Zeiss, Oc. 4, Obj. D.

Fig. 24. *Gadus morrhua* L. 20 cm. Saccus vasculosus und Tractus sacci vasculosi. Golgi-Cajal 150 μ. Vergr. Zeiss, Oc. 1, Obj. A.

Fig. 25. *Trutta fario* L. 1 jährig. Querschnitt durch den Hypothalamus und den Tractus sacci vasculosi. Bielschowsky-Pollack. 10 μ. Vergr. 26.

Fig. 26—28. *Trutta fario* L. Derselbe. Etwas weiter nach vorn.

Fig. 29. *Trutta iridea.* 1 jährig. Horizontalschnitt durch den Hypothalamus und die Kreuzung der Tractus sacci vasculosi. Bielschowsky. Pyridine-Vorbehandlung. 10 μ. Vergr. 26.

Fig. 30. *Gadus morrhua* L. 20 cm. Querschnitt durch den Hypothalamus. Sublimat-Eisessig. Held, Molybdänhämatoxylin. 10 μ. Vergr. 26.

Fig. 31. *Gadus morrhua* L. Derselbe. Etwas weiter nach vorn.

Tafel XXXII.

Fig. 32. *Raja clavata* L. 11 cm. Medianer Längsschnitt durch den Hypothalamus. Formol-Alkohol. Bielschowsky-Pollack. 10 μ. Vergr. 24.

Fig. 33. *Raja clavata* L. 11 cm. Querschnitt durch das Gehirn auf der Höhe der Commissura postinfundibularis inferior. Bielschowsky-Pollack. 10 μ. Vergr. 17.

Fig. 34. *Squalus acanthias* L. Querschnitt durch den Hypothalamus und Recessus posterior. Bielschowsky. Pyridin-Vorbehandlung. 15 μ. Vergr. 17.

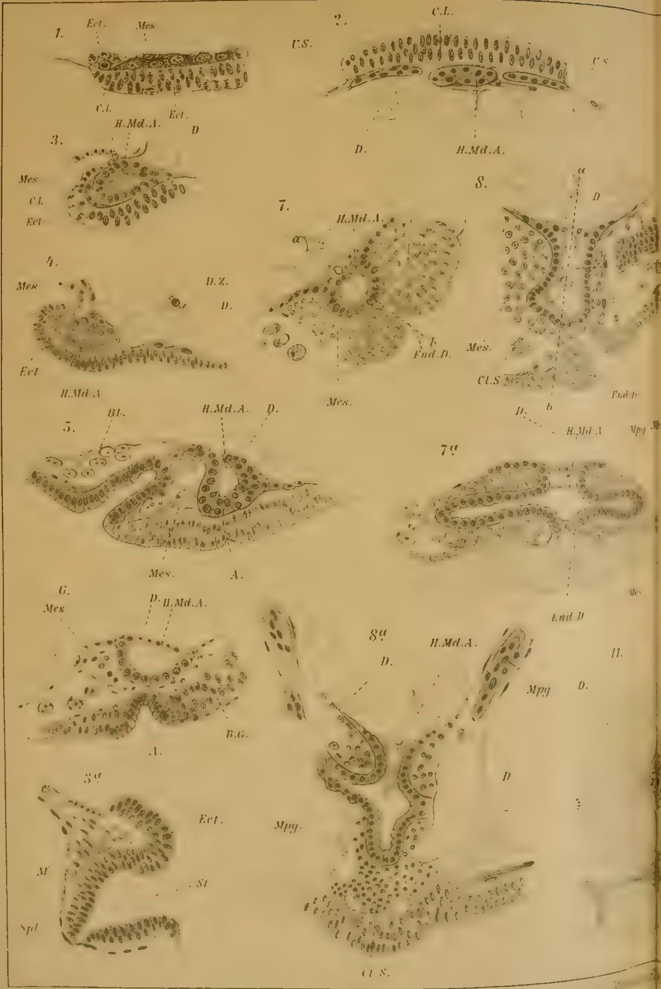
Fig. 35. *Squalus acanthias* L. Derselbe. Etwas weiter nach vorn.

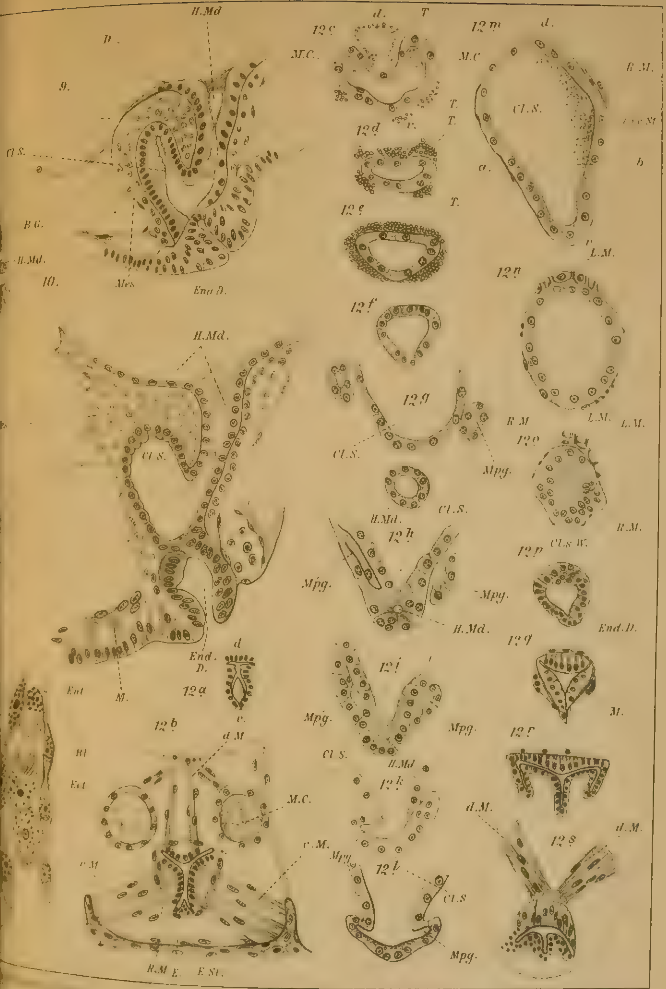
Fig. 36. *Trutta iridea.* 1 jährig. Sagittalschnitt durch den Saccus vasculosus und den Tractus thalamo-saccularis. Golgi-Cajal. 125 μ. Vergr. Zeiss, Oc. 1. Obj. A.

Fig. 37. *Trutta fario.* 1 jährig. Sagittalschnitt durch den Saccus vasculosus. Golgi-Cajal. 150 μ. Vergr. 51.

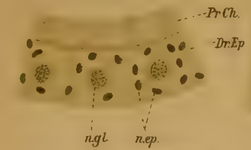
Fig. 38. Allgemeines Schema für den Saccus vasculosus und seine Bahnen. Für die Teleostier hat man die Hypophyse, von dem Saccus getrennt, weiter nach vorn zu denken.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

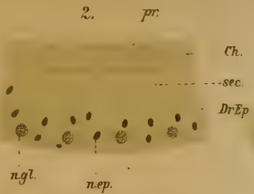

1.
Ect.
Mes.
C.L.
Ect.
2.
C.L.
U.S.
U.S.
D.
H.Md.A.
3.
H.Md.A.
D
Mes
C.L.
Ect
3a
Ect.
M
St
Spl
4.
Mes
D.Z.
D.
Ect
H.Md.A
5.
Bl.
H.Md.A.
D.
Mes.
A.
6.
Mes
D.
H.Md.A.
B.G.
A.
7.
a
H.Md.A.
End.D.
Mes.
7a
8.
a
D
Mes.
Cl.S.
b
D.
H.Md.A
Mpg
End.D
8a
D.
H.Md.A.
Mpg
D.
Mpg.
D
Cl.S.
11.


9.
H.Md
D.
Cl.S.
Mes
End.D.
10.
B.G.
H.Md.
H.Md.
Cl.S.
Mpg.
End.
D.
Ect
M.
Bl
Ect
12a
d
v.
12b
d.M.
M.C.
v.M.
v.M.
R.M
E.
E.St.
12c
d.
T
M.C.
T.
v.
12d
T.
T.
12e
12f
12g
Cl.S.
R.M
Mpg.
Cl.S.
H.Md.
12h
Mpg.
Mpg.
H.Md.
12i
Mpg.
Mpg.
Cl.S.
H.Md.
12k
Mpg.
12l
Cl.S.
Mpg.
12m
d.
M.C.
R.M.
Cl.S.
a.
b
v.
L.M.
12n
L.M.
L.M.
12o
R.M.
Cl.S.W.
12p
End.D.
12q
M.
12r
d.M.
d.M.
12s

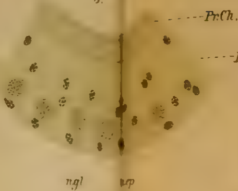
1.


pr.
Pr.Ch.
Dr.Ep
n.gl.
n.ep.

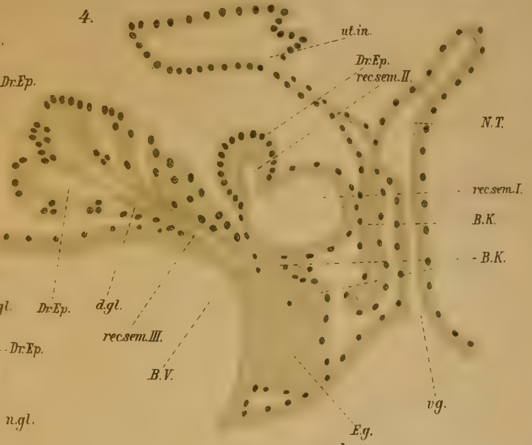
2.


pr.
Ch.
sec.
Dr.Ep
n.gl.
n.ep.

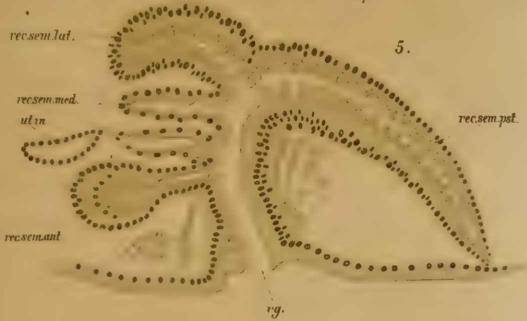
3.


Pr.Ch.
Dr.Ep.
n.gl
n.ep

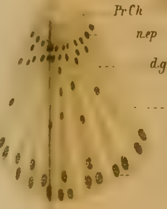
4.


ut.in.
Dr.Ep.
rec.sem.II.
N.T.
rec.sem.I.
B.K.
B.K.
Dr.Ep.
d.gl.
rec.sem.III.
B.V.
v.g.
E.g.

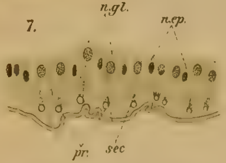
5.


rec.sem.lat.
rec.sem.med.
ut.in
rec.sem.pst.
rec.sem.ant
v.g.

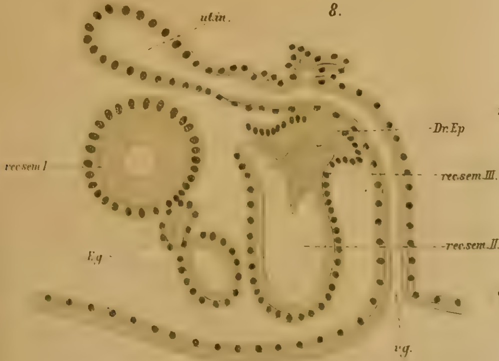
6.


Pr.Ch
n.ep
d.gl.
Dr.Ep.
n.gl.

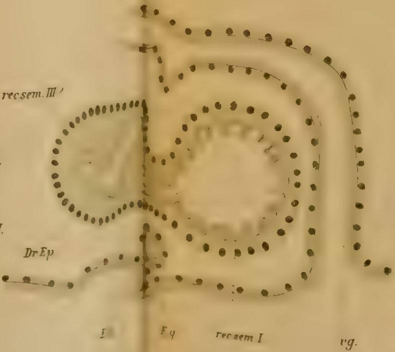
7.


n.gl.
n.ep.
pr.
sec

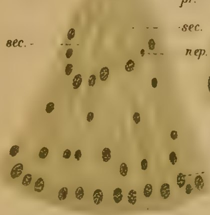
8.


ut.in.
Dr.Ep
rec.sem.I
rec.sem.III.
rec.sem.II.
E.g
v.g.

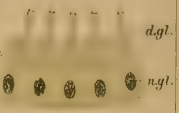
9.


rec.sem.III'
Dr.Ep
E
E.g
rec.sem.I
v.g.

10.


pr.
sec.
sec.
n.ep.
n.gl.

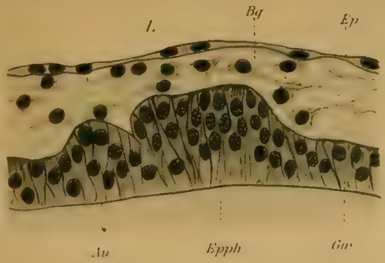
11.



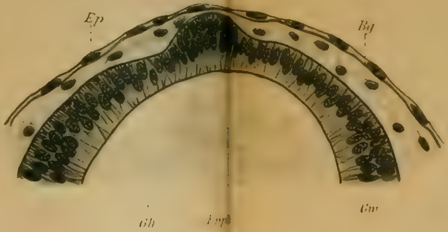
Wilhelm Engelmann

Lith.Anst.v.E.A.Funke, Leipzig.

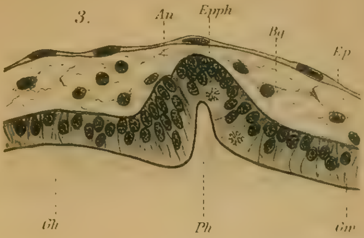
1.


Bg
Ep
Au
Epph
Gw

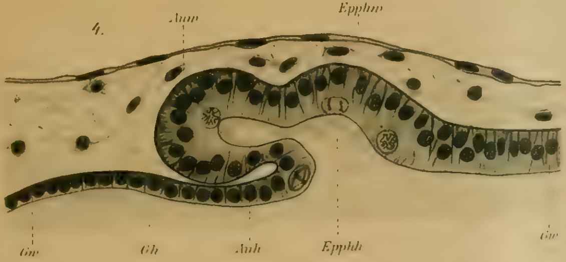
2.


Ep
Bg
Gh
Epph
Gw

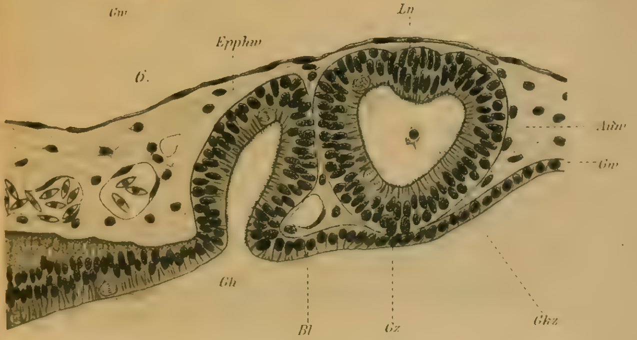
3.


Au
Epph
Bg
Ep
Gh
Ph
Gw

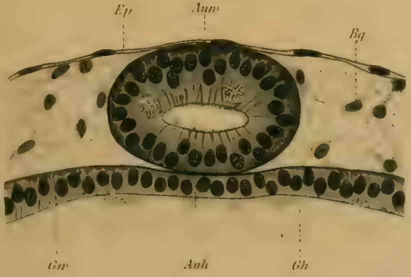
4.

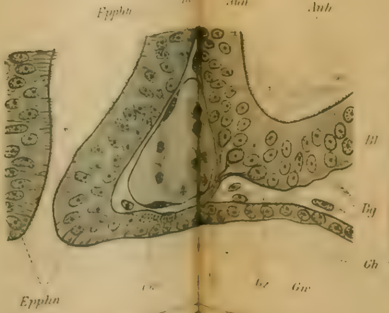

Auw
Epphw
Gw
Gh
Anh
Epphh
Gw

6.

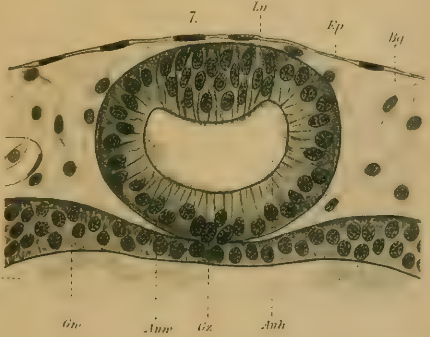

Ln
Epphw
Auw
Gw
Gh
Bl
Gz
Gkz

5.


Ep
Auw
Bg
Gw
Anh
Gh

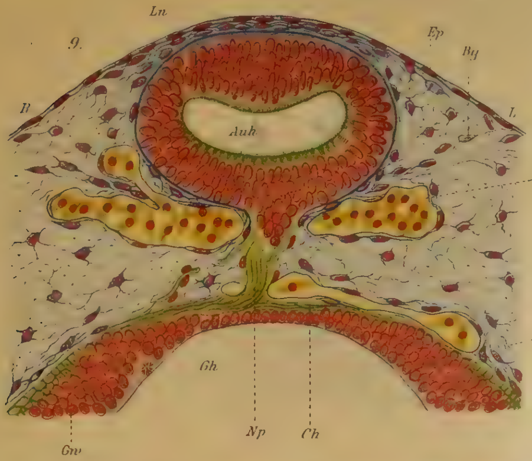

Epphn
Aun
Anh
Bl
Bg
Gh
Gz
Gw
Epphn

7.

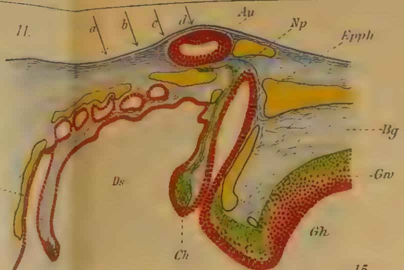

Ln
Ep
Bg
Gw
Auw
Gz
Anh

Lith.Anst.v.E.A.Funke, Leipzig

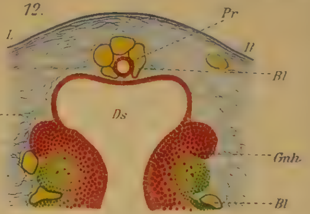
9.


Ln
Ep
Bg
R
L
Auh
Bl
Bg
Gh
Gw
Np
Ch

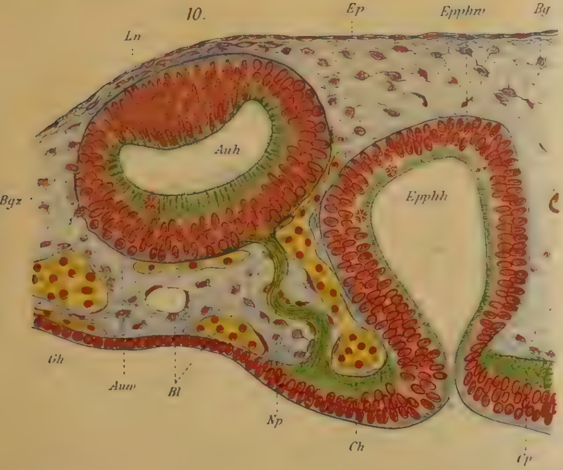
11.


a
b
c
d
Au
Np
Epph
Bg
Gw
Ds
Gh
Ch
Cp

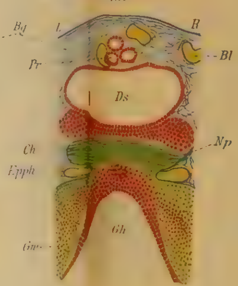
12.


L
R
Pr
Bl
Bg
Ds
Gnh
Bl

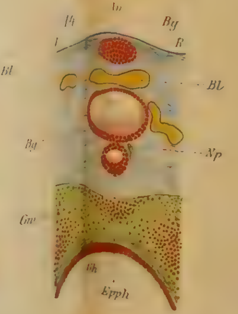
10.


Ep
Epphw
Bg
Ln
Auh
Epphh
Bgz
Bl
Gh
Aum
Bl
Np
Ch
Cp

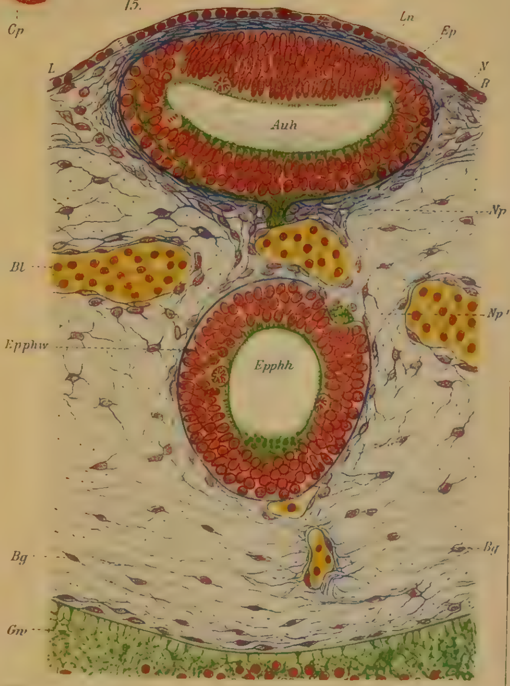
13.


L
R
Bg
Pr
Bl
Ds
Ch
Epph
Np
Gh
Gw

14.


Ln
L
Bg
R
Bl
Bg
Np
Gw
Gh
Epph

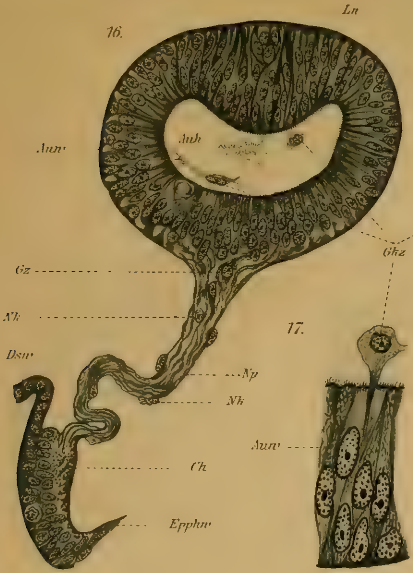
15.


Ln
Ep
L
N
R
Auh
Np
Bl
Np'
Epphw
Epphh
Bg
Bg
Gw

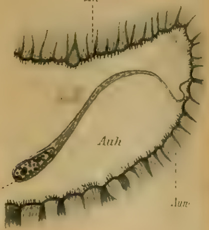
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

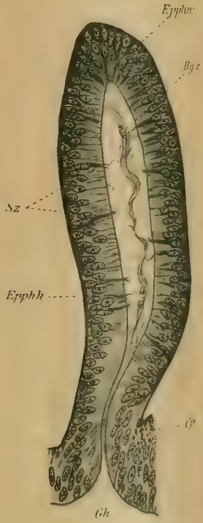
16. 17.


Ln
Auw
Auh
Ghz
Gz
Nk
Dsw
Np
Nk
Ch
Epphw
Auw

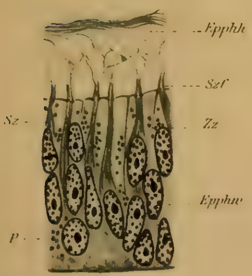
18.



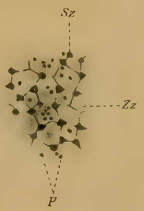
19.


Epphw
Bgz
Sz
Epphh
Gp
Gh

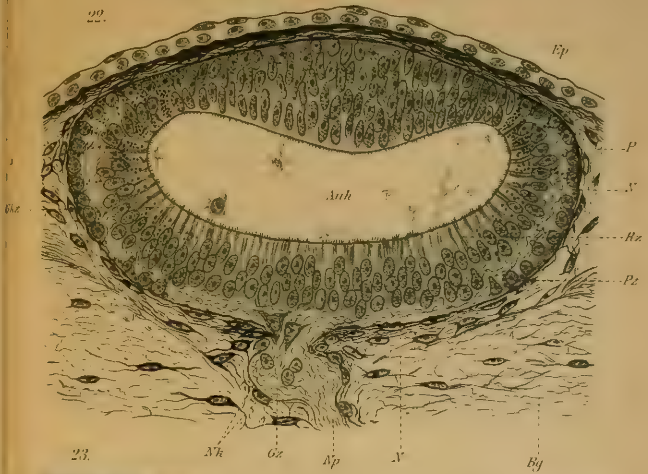
20.


Epphh
Szf
Sz
Zz
Epphw
P

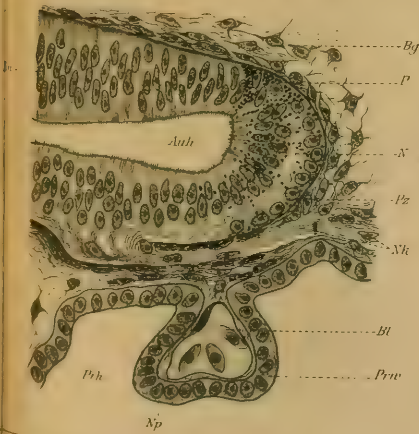
21.



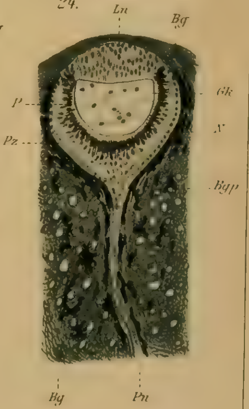
22.


Ep
P
N
Rz
Pz
Gkz
Auh
Nk
Gz
Np
N
Bg

23.


Bg
P
Ln
N
Pz
Auh
Nk
Bl
Prw
Prh
Np

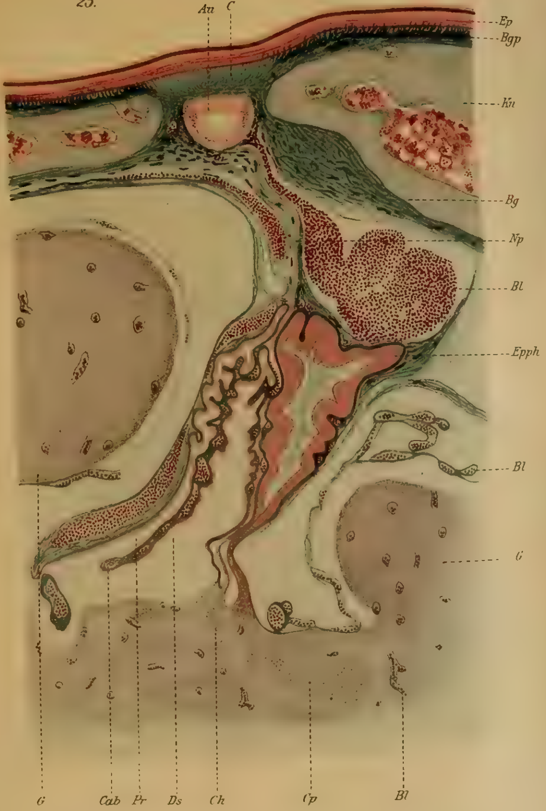
24.


Ln
Bg
Gk
P
N
Pz
Bgp
Bg
Pn

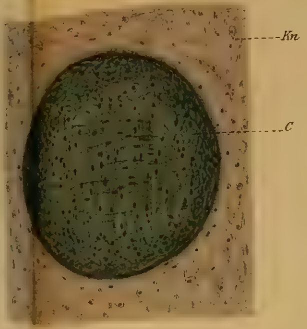
Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith Anst v E.A.Funke Leipzig

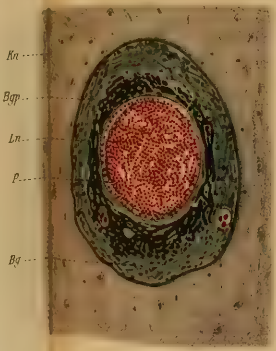
25.


An
C
Ep
Bgp
Kn
Bg
Np
Bl
Epph
Bl
G
G
Cab
Pr
Ds
Ch
Cp
Bl

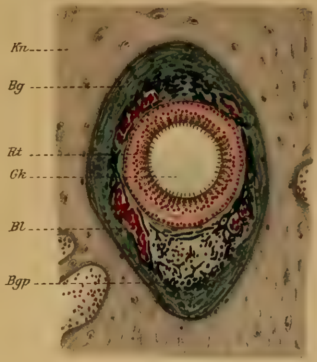
26.



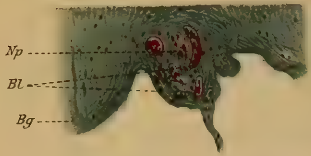
27.


Kn
Bgp
Ln
P
Bg

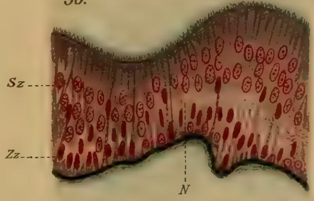
28.


Kn
Bg
Rt
Gk
Bl
Bgp

29.



30.

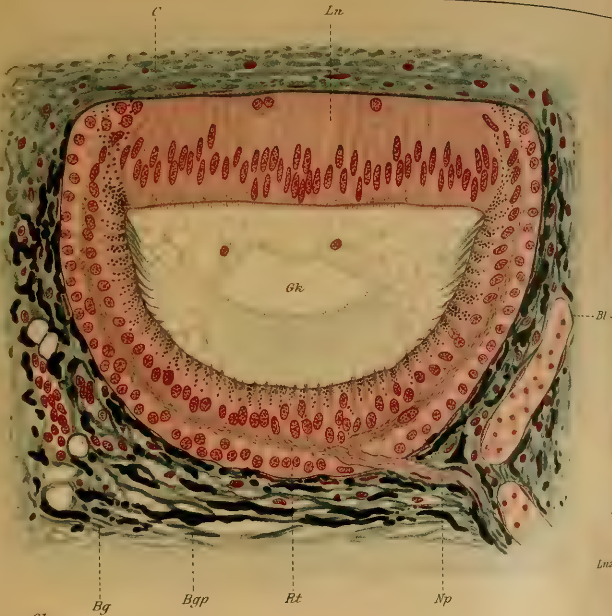


[illegible]

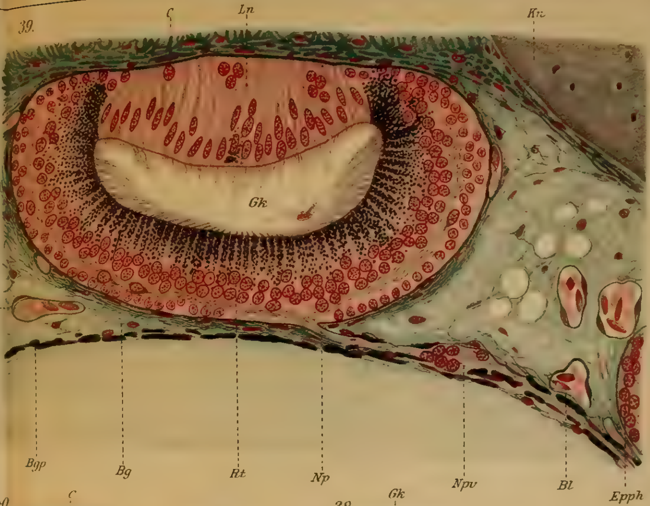
[illegible] Wilhelm Engelmann [illegible]

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

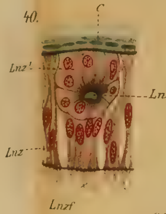
31.


C
Ln
Gk
Bl
Bg
Bgp
Rt
Np

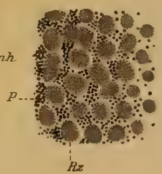
39.


C
Ln
Kn
Gk
Bgp
Bg
Rt
Np
Npv
Bl
Epph

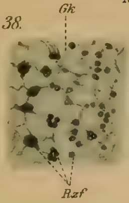
40.


C
Lnz'
Lnh
Lnz
Lnzf

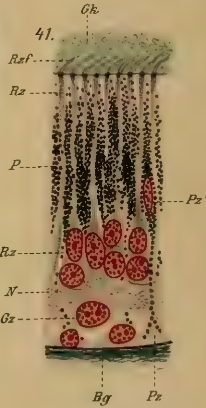
37.



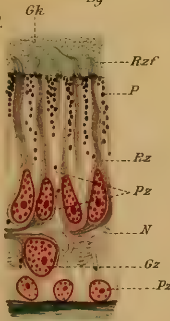
38.



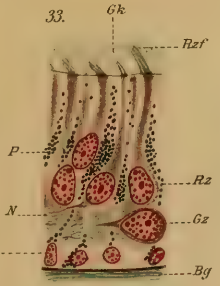
41.


Gk
Rzf
Rz
P
Pz'
Rz
N
Gz
Bg
Pz

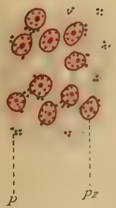
32.


Gk
Rzf
P
Rz
Pz
N
Gz
Pz

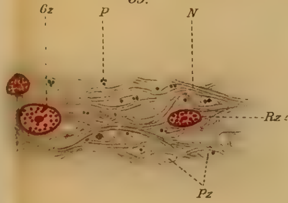
33.


Gk
Rzf
P
Rz
N
Gz
Bg

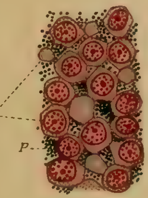
34.



35.

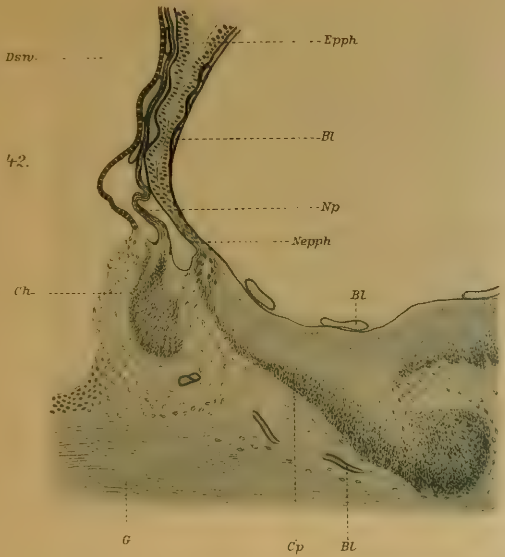


36.

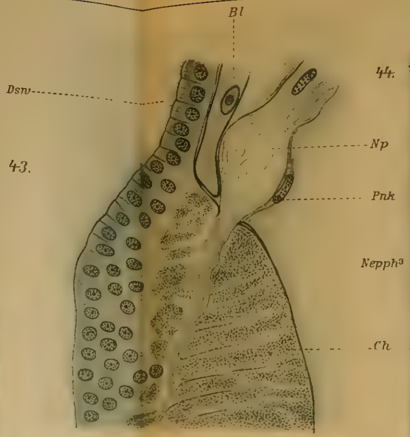


M Nowikoff gez.
Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith Anst v E.A.Funke Leipzig

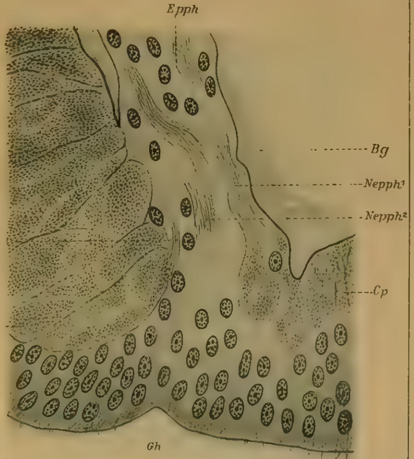
42.


Dsw
Epph
Bl
Np
Nepph
Ch
Bl
G
Cp
Bl

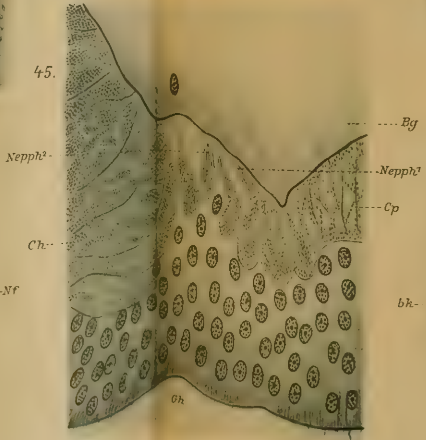
43.


Bl
Dsw
Np
Pnk
Nepph³
Ch

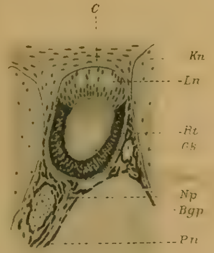
44.


Epph
Bg
Nepph¹
Nepph²
Cp
Gh

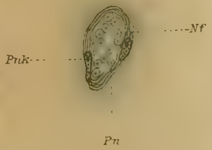
45.


Bg
Nepph²
Nepph¹
Cp
Ch
Gh

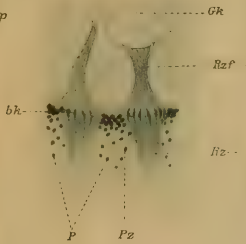
47.


C
Kn
Ln
Rt
Gk
Np
Bgp
Pn

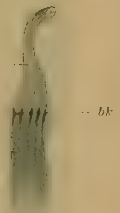
46.



48.


Gk
Rzf
bk
P
Pz

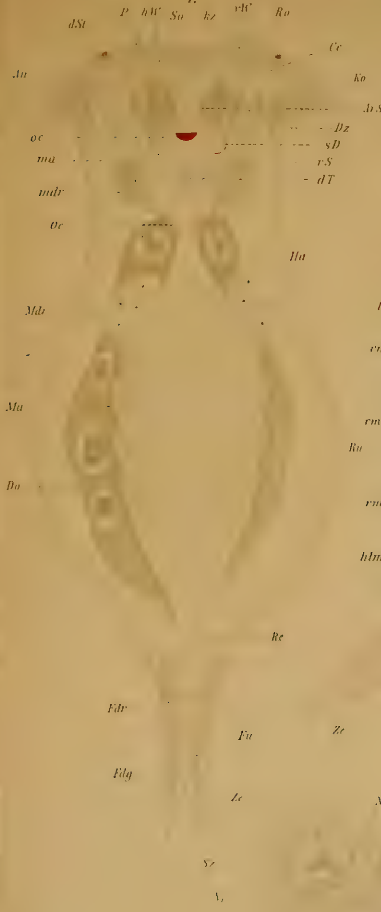
49.



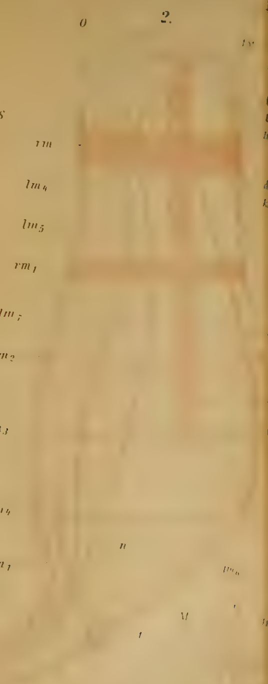
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

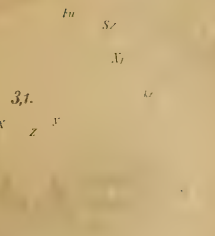
1.


dSt
P
hW
So
kz
vW
Ro
Ce
Au
Ko
ApS
Dz
oc
sD
ma
rS
mdr
dT
Oc
Ha
Md
Ma
Do
Re
Fdr
Fu
Fdg
Ze
Ze
Sz
X1

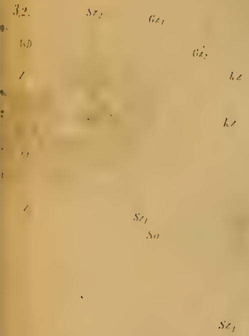
2.


O
rm
lm4
lm5
rm1
lm7
rm2
rm3
Ru
rm4
hlm1
n
M

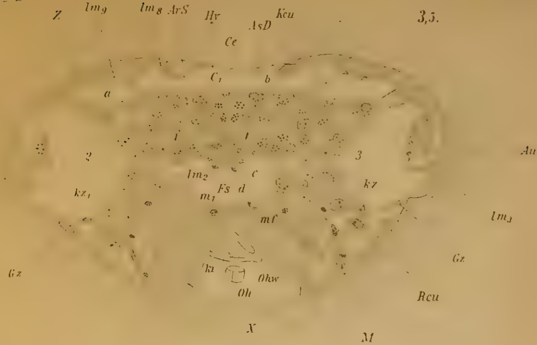
3,1.


Fu
Sz
X1
kz
X
Z
Y

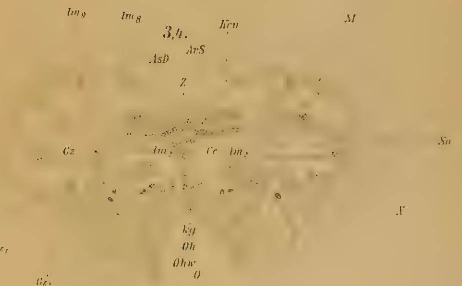
3,2.


AsD
Sz2
Gz1
Gz2
kz
kz
Sz1
So
Sz1

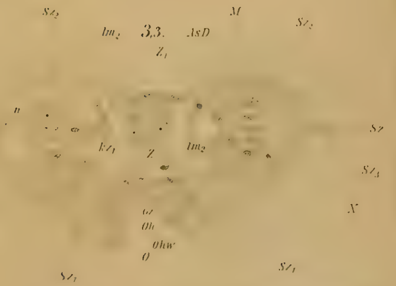
3,5.


Z
lm9
lm8
ArS
Hr
AsD
Kcu
Ce
C1
b
a
1
2
3
lm2
C
kz1
m1
Fs
d
kz
mf
ka
Ohw
Oh
Gz
Gz
Au
lm3
Rcu
X
M

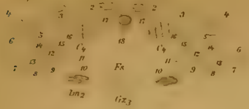
3,4.


lm9
lm8
Kcu
M
ArS
AsD
Z
Gz
lm2
Ce
lm2
So
X
kg
Oh
Ohw
O

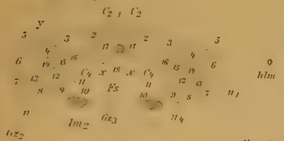
3,3.


M
Sz2
lm2
AsD
Z1
n
kz1
Z
lm2
Sz
Sz3
X
Gz
Oh
Ohw
O
Sz1
Sz1

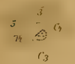
3,6A.


C2
C4
Fs
lm2
Gz3

4,1.

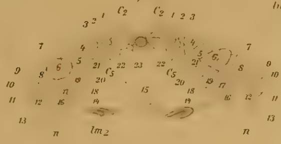

Dz
C2
C4
y
x
Fs
hlm
lm2
Gz3
Gz2

3,6B.

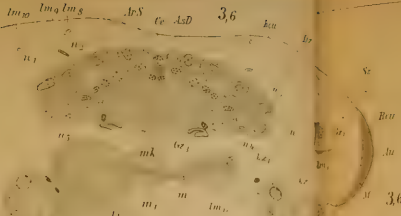


4,1A.

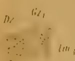
3,7A.



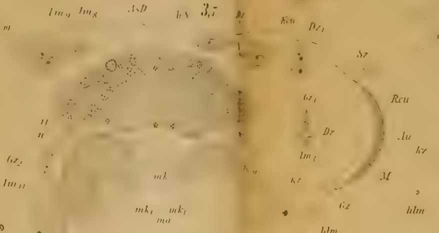
3,6


lm10
lm9
lm8
ArS
Ce
AsD
hcu
Sz
Rcu
Au
M
mk
Gz1
Gz2
m
m1
lm1
ma
hlm

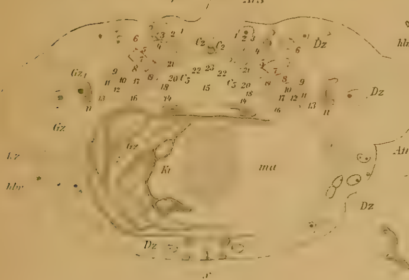
3,6C.



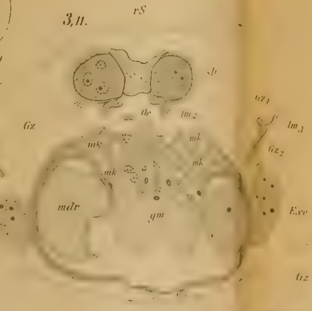
3,7


lm9
lm8
AsD
lm10
Dz
Dz1
Sz
Rcu
Au
M
Gz1
lm1
lm11
mk
mk1
ma
Gz
hlm

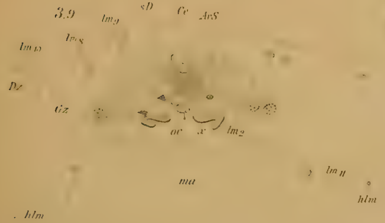
4,2.


ArS
C2
C5
Dz
Gz1
Gz
Kz
hlm
Kt
ma
An
x

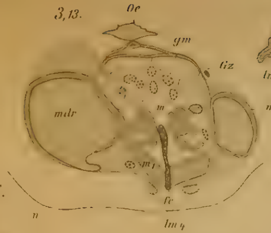
3,11.


rS
sD
Oe
lm2
mk
mdr
gm
Gz
Gz1
lm3
Gz2
Exc
lm4

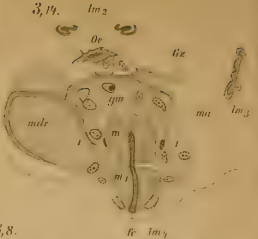
3,9


lm9
sD
Ce
ArS
lm8
lm10
Dz
Gz
oe
x
lm2
ma
lm11
hlm

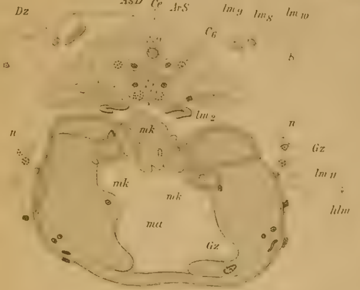
3,13.


Oe
gm
Gz
lm3
ma
mdr
m
m1
fe
lm4

3,14.


lm2
Oe
Gz
gm
mdr
m
m1
ma
lm3
fe
lm4

3,8.

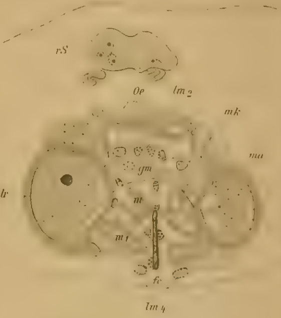

AsD
Ce
ArS
lm9
lm8
lm10
Dz
C6
lm2
n
mk
Gz
lm11
ma
hlm

3,15

3,16

3,17

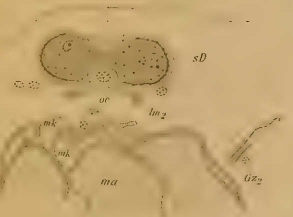
3,12.


rS
Oe
lm2
mk
ma
mdr
gm
m
m1
fe
lm4

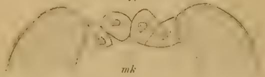
5.

6.

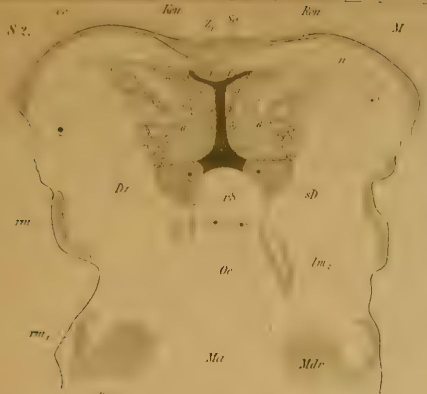
3,10


rS
sD
oe
lm2
mk
ma
Gz2

7.

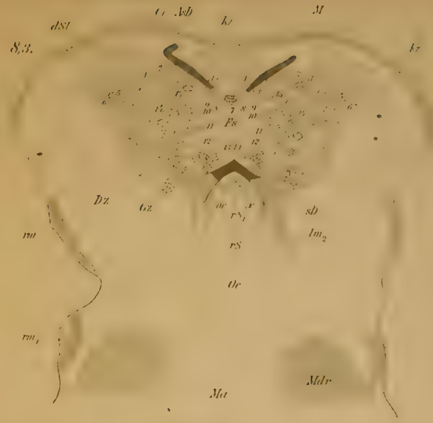


S 2.



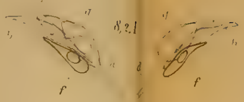
Cc
Keu
Z₁
So
Keu
M
n
Dz
rS
sD
rm
lm₂
Oe
rm₁
Ma
Mdr

S, 3.

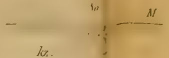


Cc
AsD
kz
M
dSt
kz
Fs
Dz
Gz
oe
rS₁
sD
rm
lm₂
rS
Oe
rm₁
Ma
Mdr

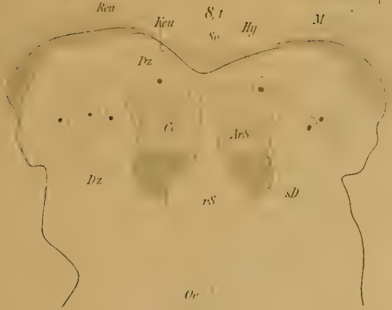
S, 2.1.



S, 6.

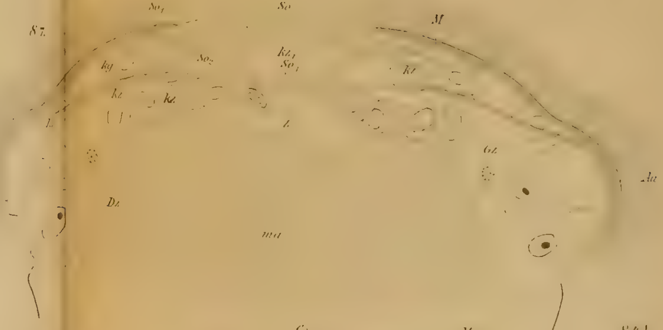


S, 1.



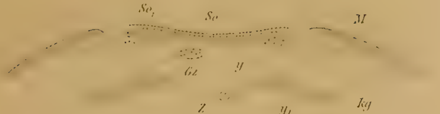
Keu
Keu
So
Hy
M
Dz
Cc
ArS
Dz
rS
sD
Oe

S, 7.



So₁
So
M
kz₁
So₁
kg
So₂
kz
kz
kz
Z
Z
Gz
Au
Dz
ma

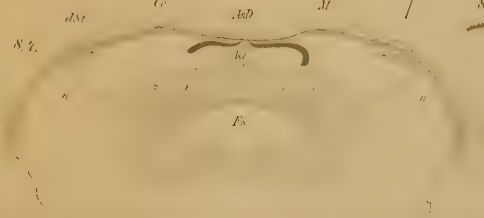
S, 8.



So₁
So
M
Gz
y
Z
y₁
kg

S, 7.1.

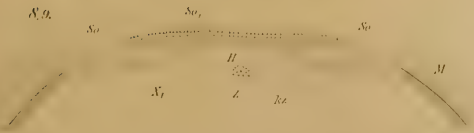
S, 4.



Cc
AsD
M
dSt
kz
n
n
Fs
Au

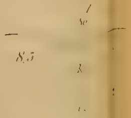
S, 4.1.

S, 9.

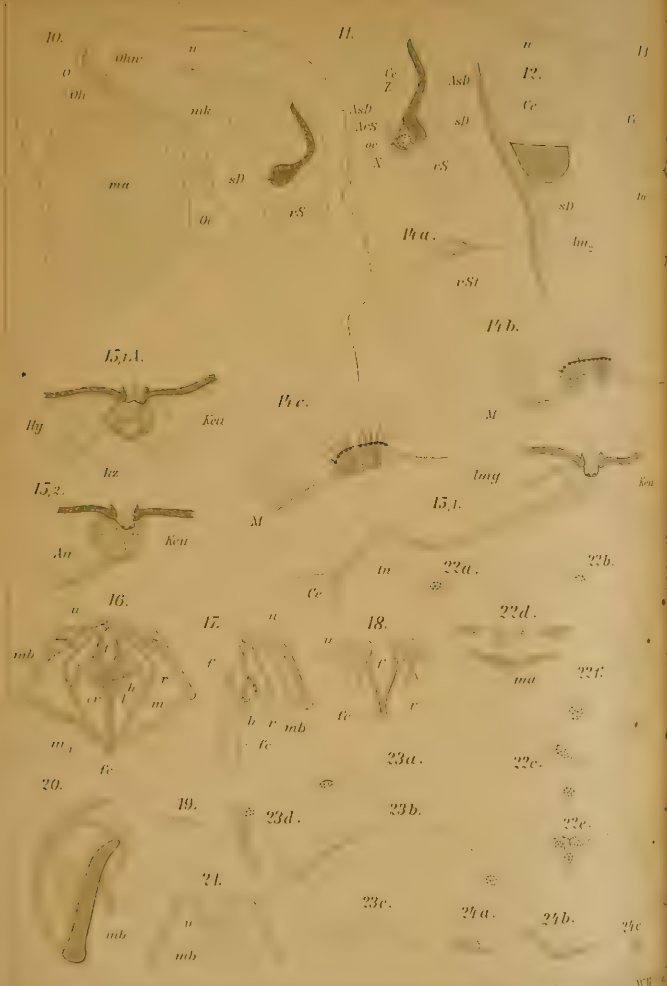


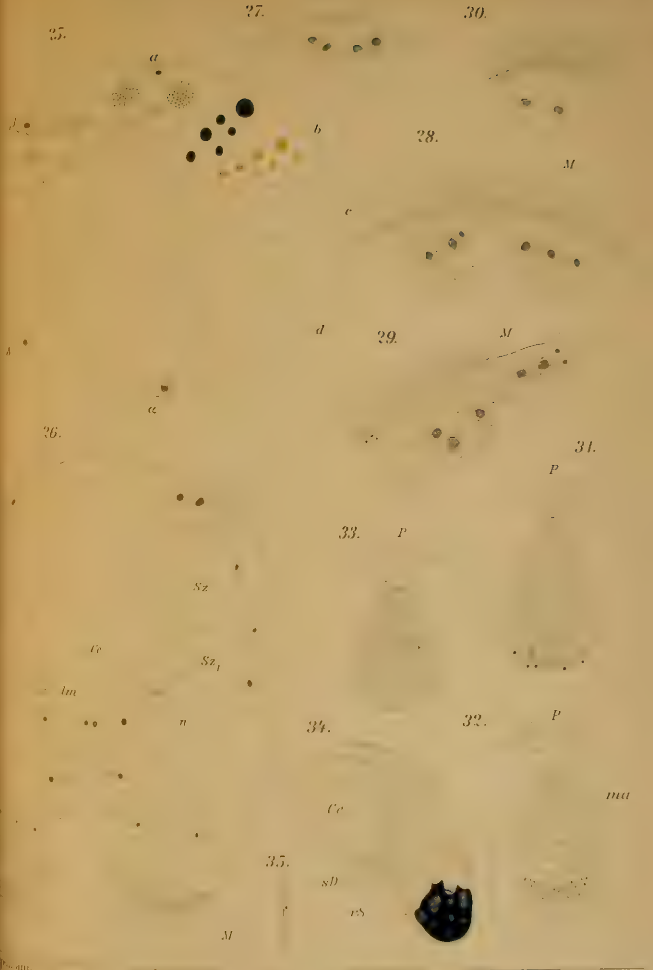
So₁
So
So
H
M
X₁
Z
kz

S, 5

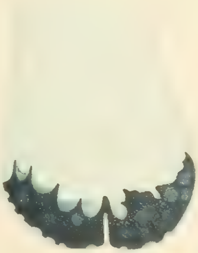


Wilhelm Engelmann

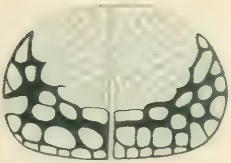

10.
Ohr
n
O
Oh
mk
ma
sD
Oc
rS
11.
Ce
Z
AsD
ArS
oc
X
sD
rS
12.
n
B
Ce
G
sD
lm
lm2
14a.
rSt
14b.
14c.
15,1A.
Hy
Keu
kz
15,2.
An
Keu
M
lmg
15,1.
Keu
Ce
lm
22a.
22b.
22d.
ma
22f.
16.
u
mb
r
h
m
m1
fe
17.
f
h
r
mb
fe
18.
f
r
fe
23a.
22c.
20.
19.
23d.
23b.
22e.
21.
u
mb
23c.
24a.
24b.
24c.


25.
a
b
27.
30.
28.
M
c
d
29.
M
a
26.
31.
P
33.
P
Sz
Ce
Sz1
lm
n
34.
32.
P
ma
Ce
35.
sD
rS
M

36.



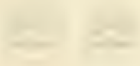
37.



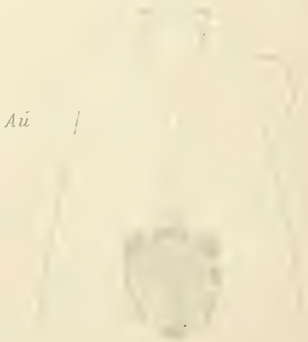
38.

41.

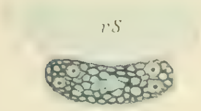
39.



42.

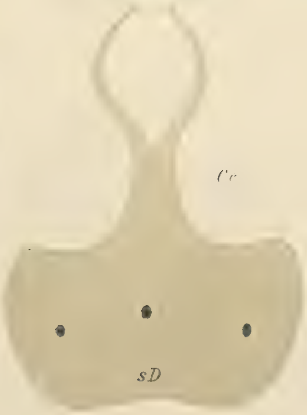


40.

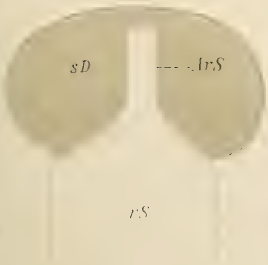


45.

44.



43.

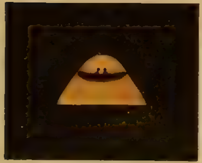


46.

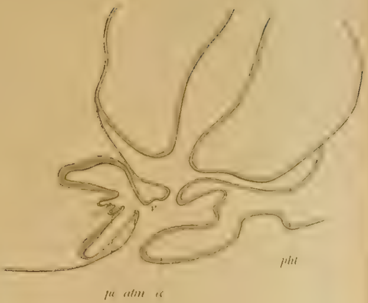
[illegible] gez. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. [illegible] Leipzig.

1

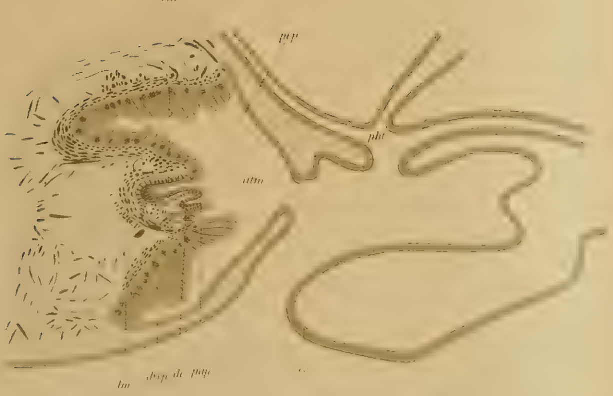
2



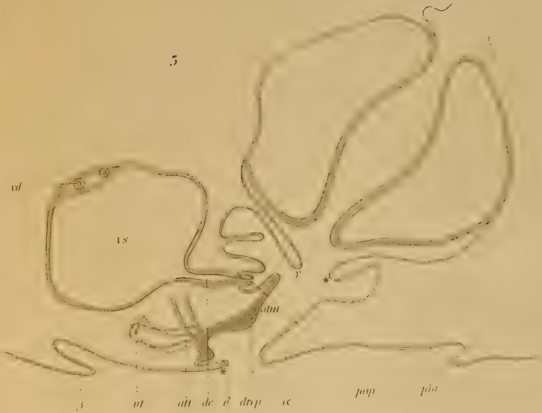
3


v
plit
pe atm ec

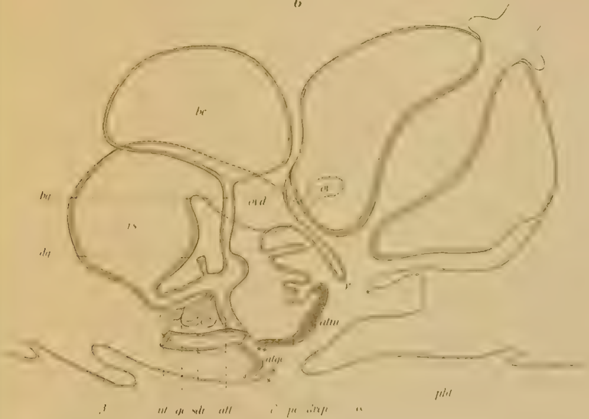
4


tm
pep
plit
atm
lm drep de pap
e

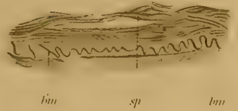
5


vd
vs
v
atm
3 ut att de ê drep ec
pap pia

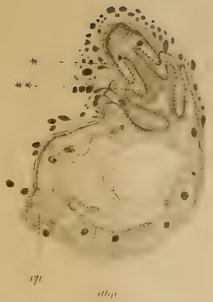
6


bc
bg
vs
dg
ovd
v
atm
atp
plit
3 ut gi slt att ê pe drep e

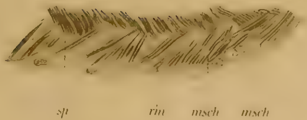
8



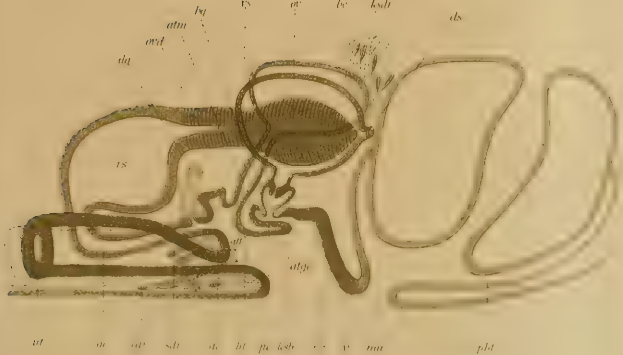
13



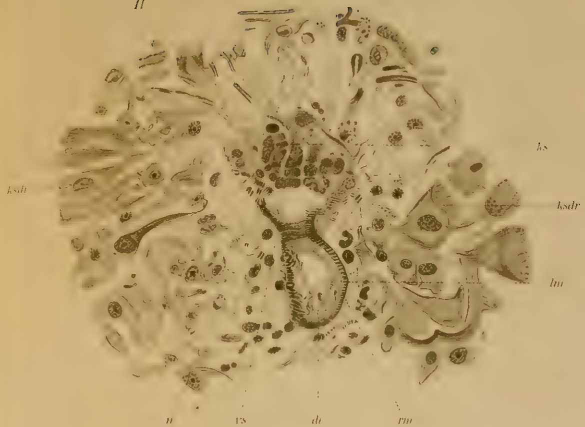
9


sp
rm
msch
msch

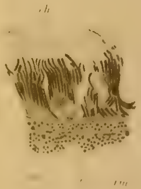
7


bg
atm
ovd
da
vs
ov
bc
ksdr
ds
rs
at
atg
at
oe
ov
sdr
ds
bl
pc
ksb
v
ma
pdd

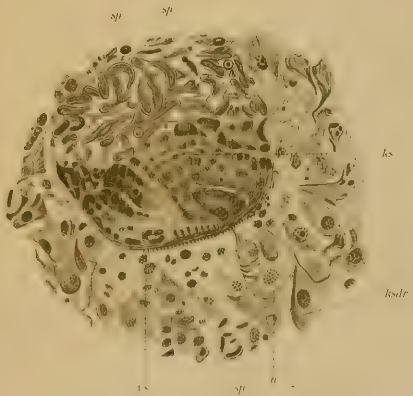
11


ks
ksdr
ksdr
bm
n
vs
dr
rm

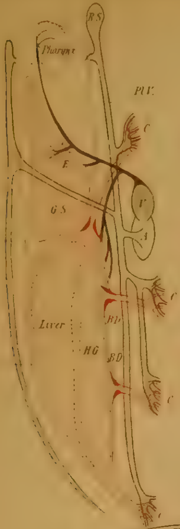
10



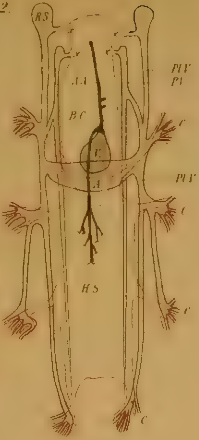
12


sp
sp
ks
ksdr
vs
sp
n

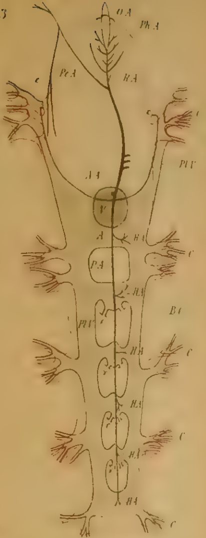
1


RS
Pharynx
PlV
C
E
V
GS
A
PV
BC
Liver
BD
HG
HS

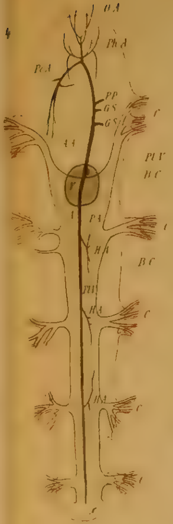
2.


RS
x
AA
BC
V
A
PlV
Pl
HS
C

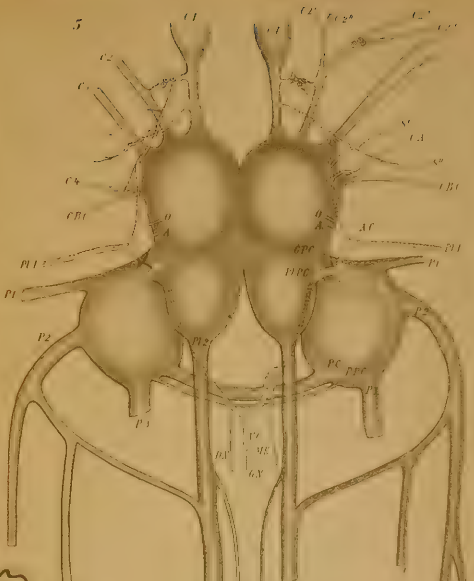
3


OA
PhA
PcA
RA
AA
V
A
HA
PA
PlV
BC
C

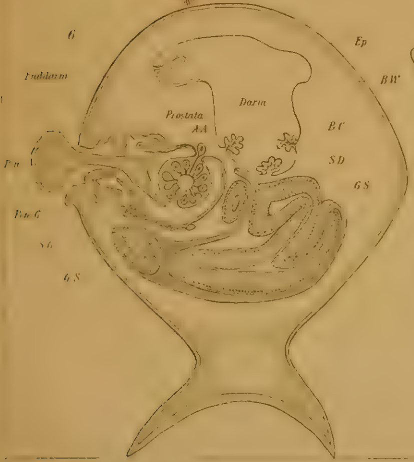
4


OA
PhA
PcA
PP
GS
AA
V
PA
HA
PlV
BC
C

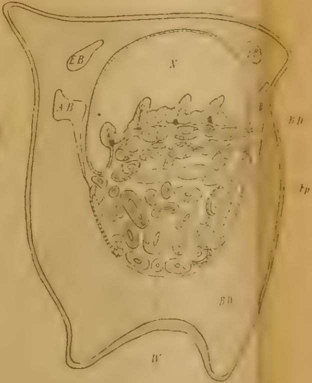
5


C1
C2
CA
CBr
O
A
AC
GPC
PlPC
Pl1
P1
P2
Pl2
PC
PPC
P3
DN
VN
MN
GN

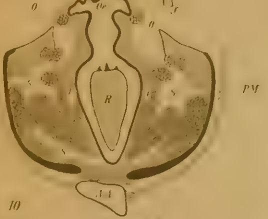
6


Enddarm
Ep
BW
Prostata
Darm
AA
BC
SD
GS
Pn
PnG
SG

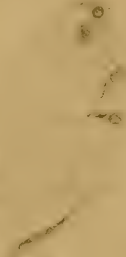
7


EB
N
AB
BD
Ep
BW
W

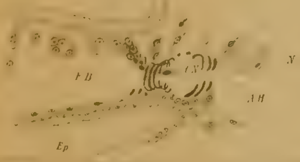
8



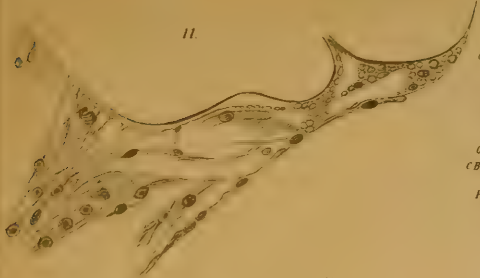
9



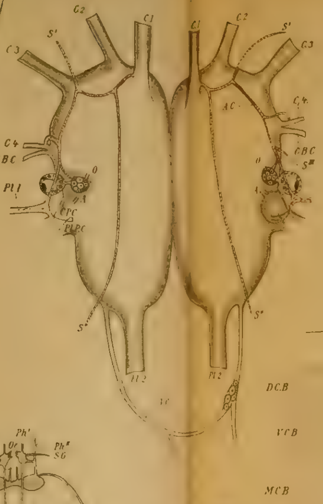
10



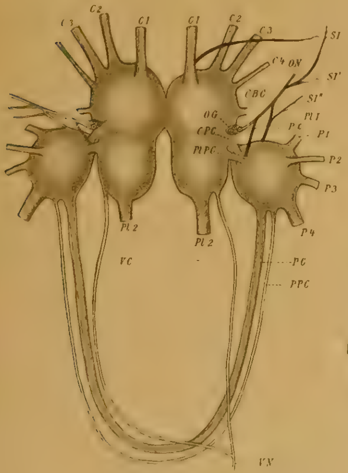
11.



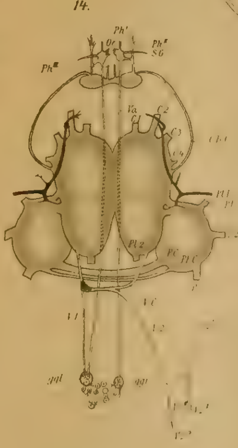
12.


C1
C2
C3
C4
S'
CBC
Pl1
O
A
CPC
PlPC
AC
S'''
S''
Pl2
VC
DCB
VCB
MCB

13.


C1
C2
C3
C4
S1
ON
S1'
S1''
CBC
OG
CPC
PlPC
Pl1
PC
P1
P2
P3
P4
Pl2
VC
PC
PPC
VN

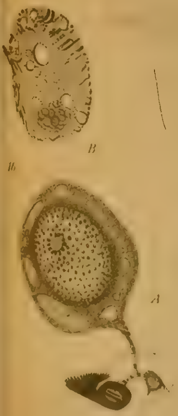
14.


Ph'
Ph''
Ph'''
Or
SG
Va
C1
C2
C3
C4
Pl1
P1
Pl2
PC
PlC
VC
gg
gg

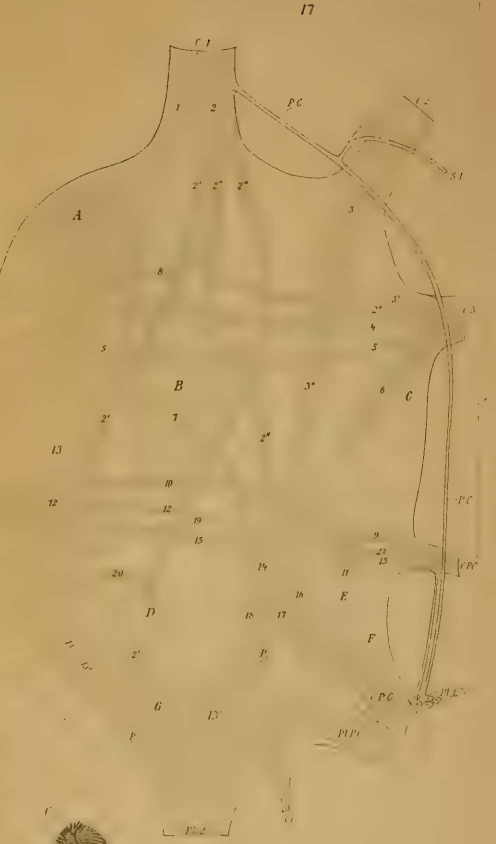
15

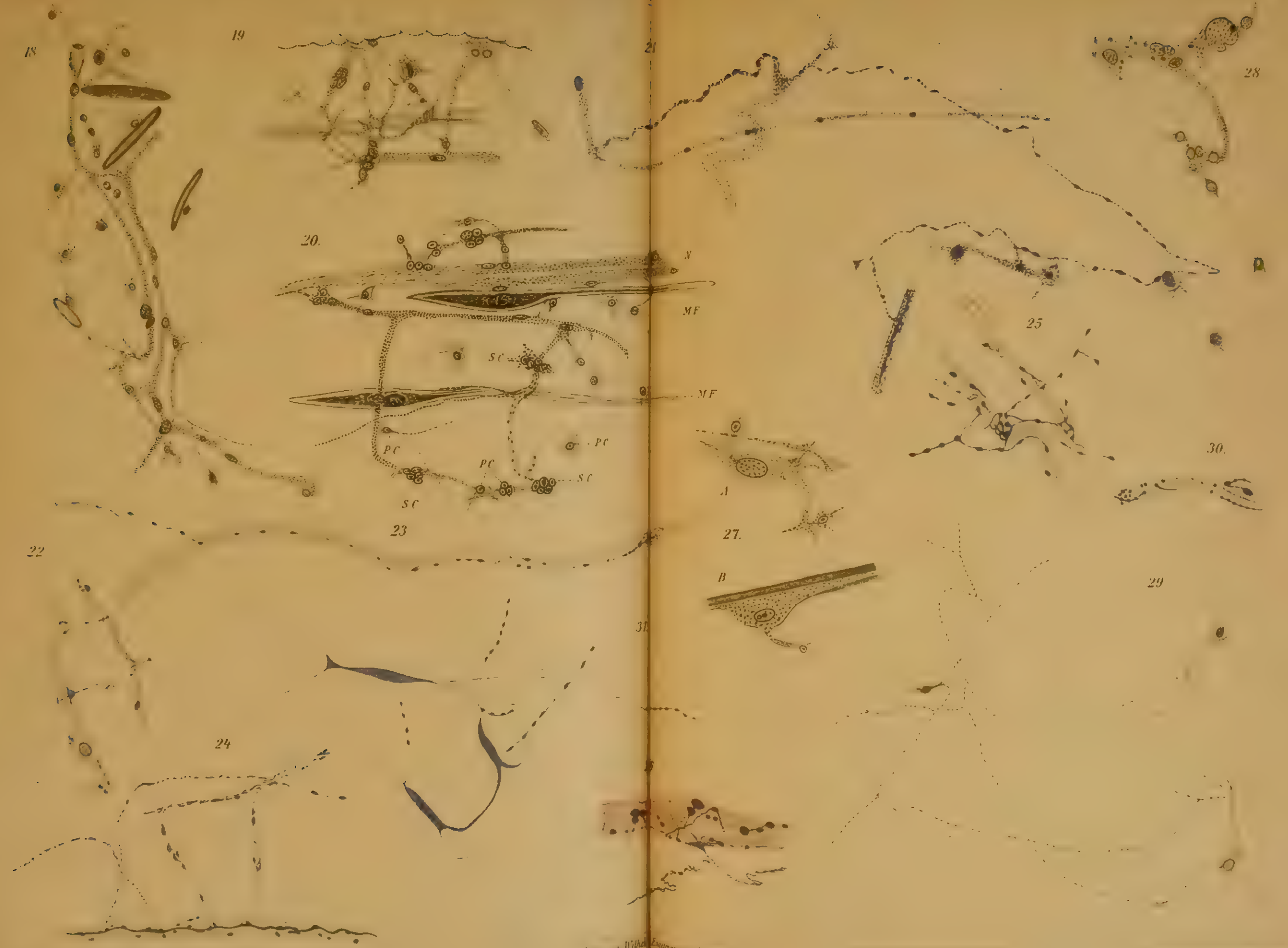
DCB
DCB
VCB
MCB
VCB

16

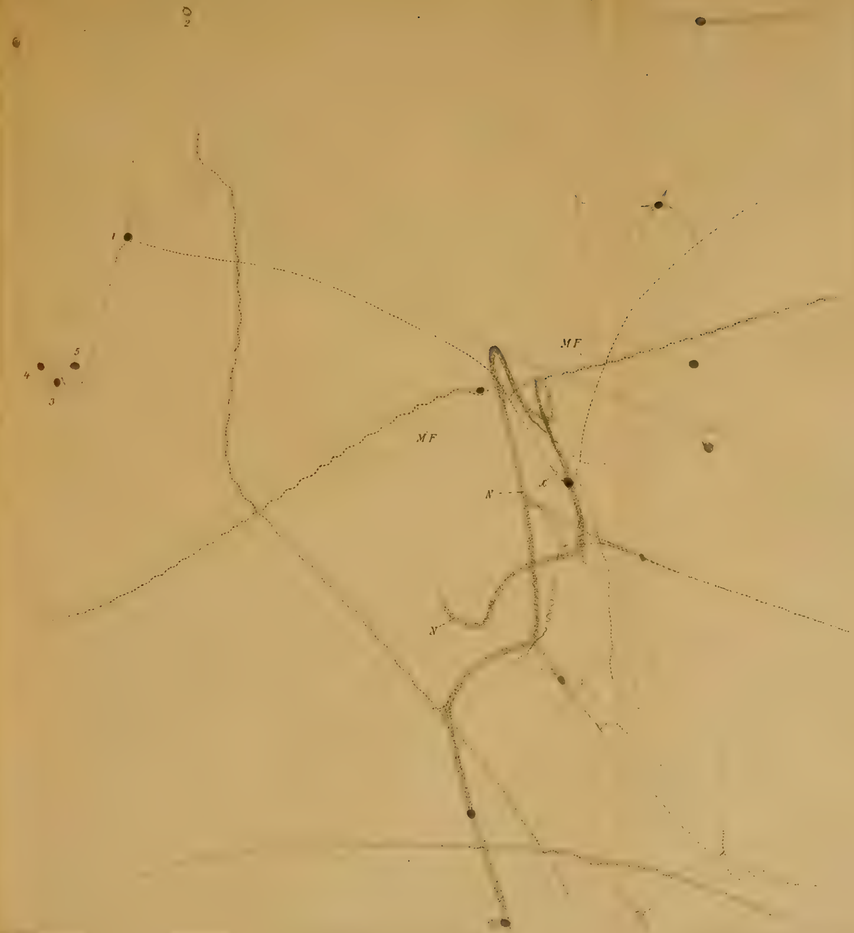


17


C1
1
2
PC
S1
A
2'
2''
2'''
3
8
3'
5
B
3''
6
C
7
2'
2''
13
10
12
12
19
15
PC
9
21
15
CPC
20
14
11
16
E
D
18
17
F
2'
P
PC
PlL
G
13'
PlPC
Pl2


18
19
20.
N
MF
SC
MF
PC
PC
PC
SC
SC
21
22
23
24
25
26
27.
A
B
28
29
30.
31

Wilhelm Engelmann


2
6
1
5
4
3
M F
M F
N
x
N

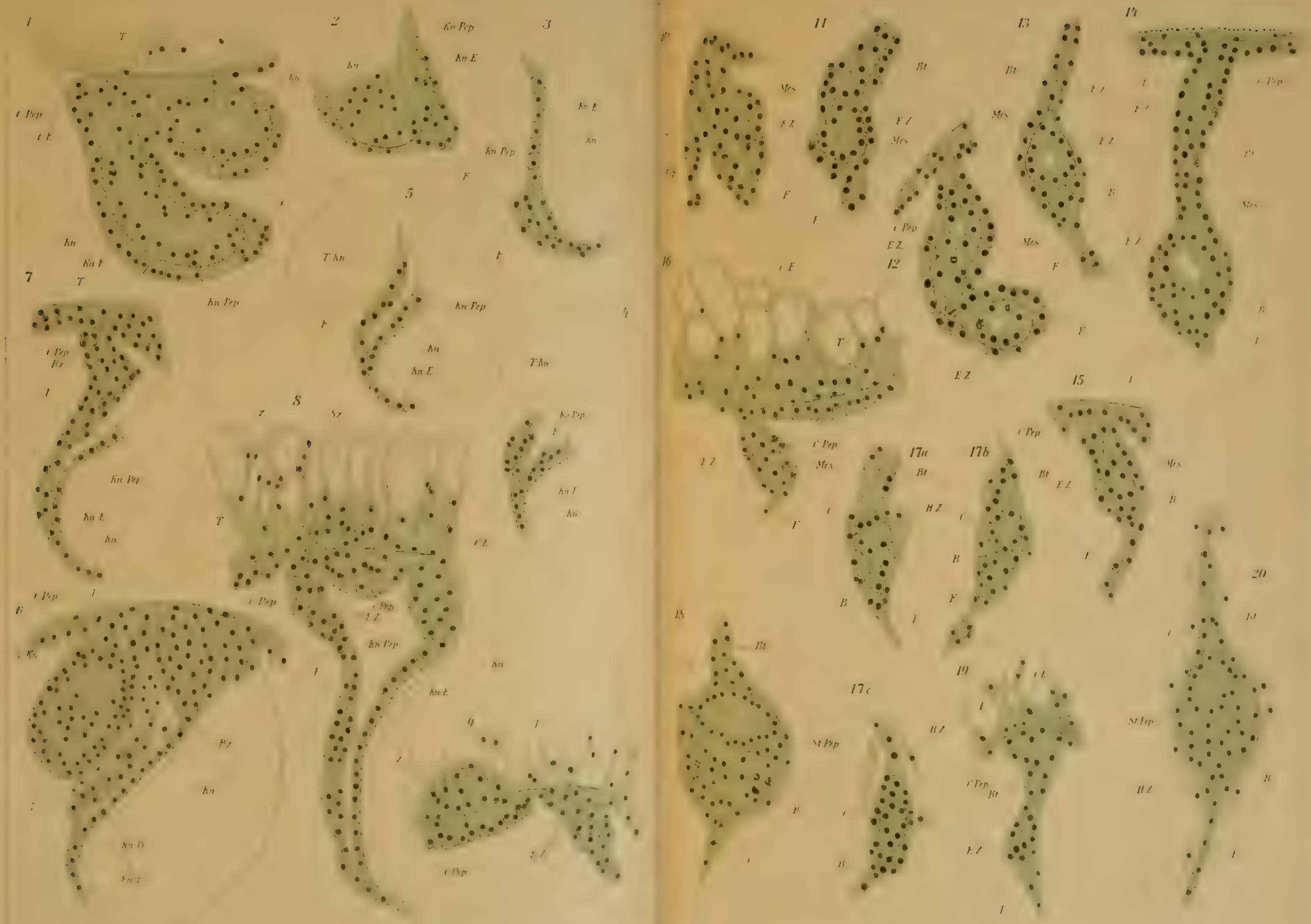
[illegible]

Verlag von **Wilhelm Engelmann** *in Leipzig*

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

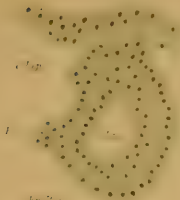
Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. XCVI

Taf. XX

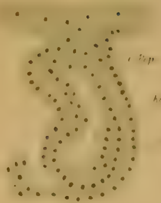


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17a
17b
17c
18
19
20
T
Kn
C Pep
C E
Kn E
Kn Pep
Kn F
F
T Kn
Fz
Sz
E Z
Bt
Mes
B
H Z
St Pep
I

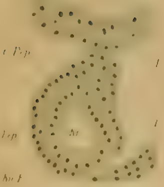
21


CE
T
CEp
T
Kn Ep
Kn E

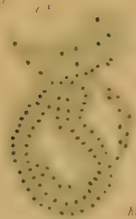
22


CE
T
CEp
Kn Ep
Kn E
T

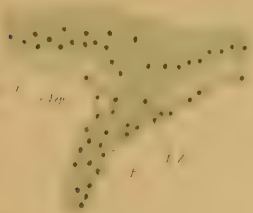
23


CE
CEp
T
Kn Ep
Kn
T
Kn E

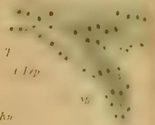
24


CE
T
Ep
E
Kn Ep
Kn E

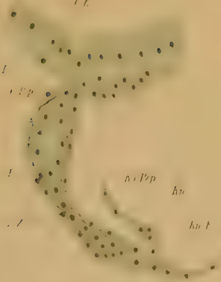
25



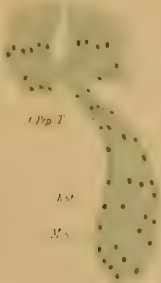
26


CE
T
CEp
Kn
Kn
T

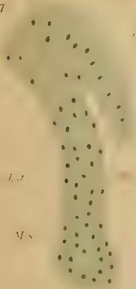
27


CE
T
CEp
T
Kn Ep
Kn
Kn E

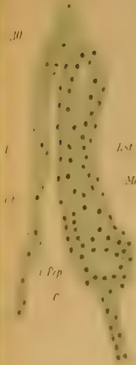
28


CE
CEp T
Ast
Ms

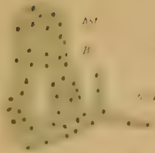
29



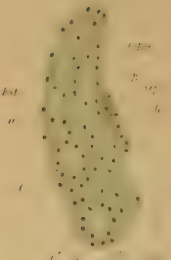
30


T
CE
Ast
Mes
CEp
C

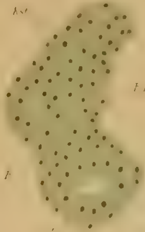
31


CE
T
Ast
B
Kn
CEp
C

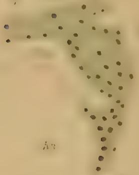
32


CE
CEp
Ast
B
Mf
b
C

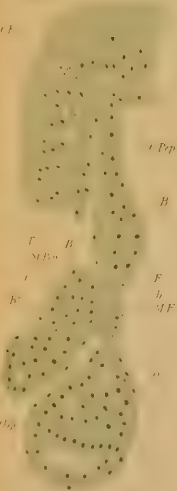
33



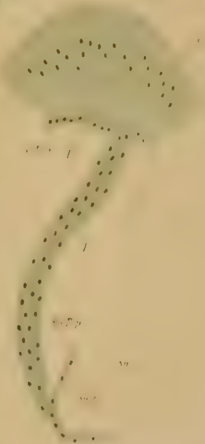
34

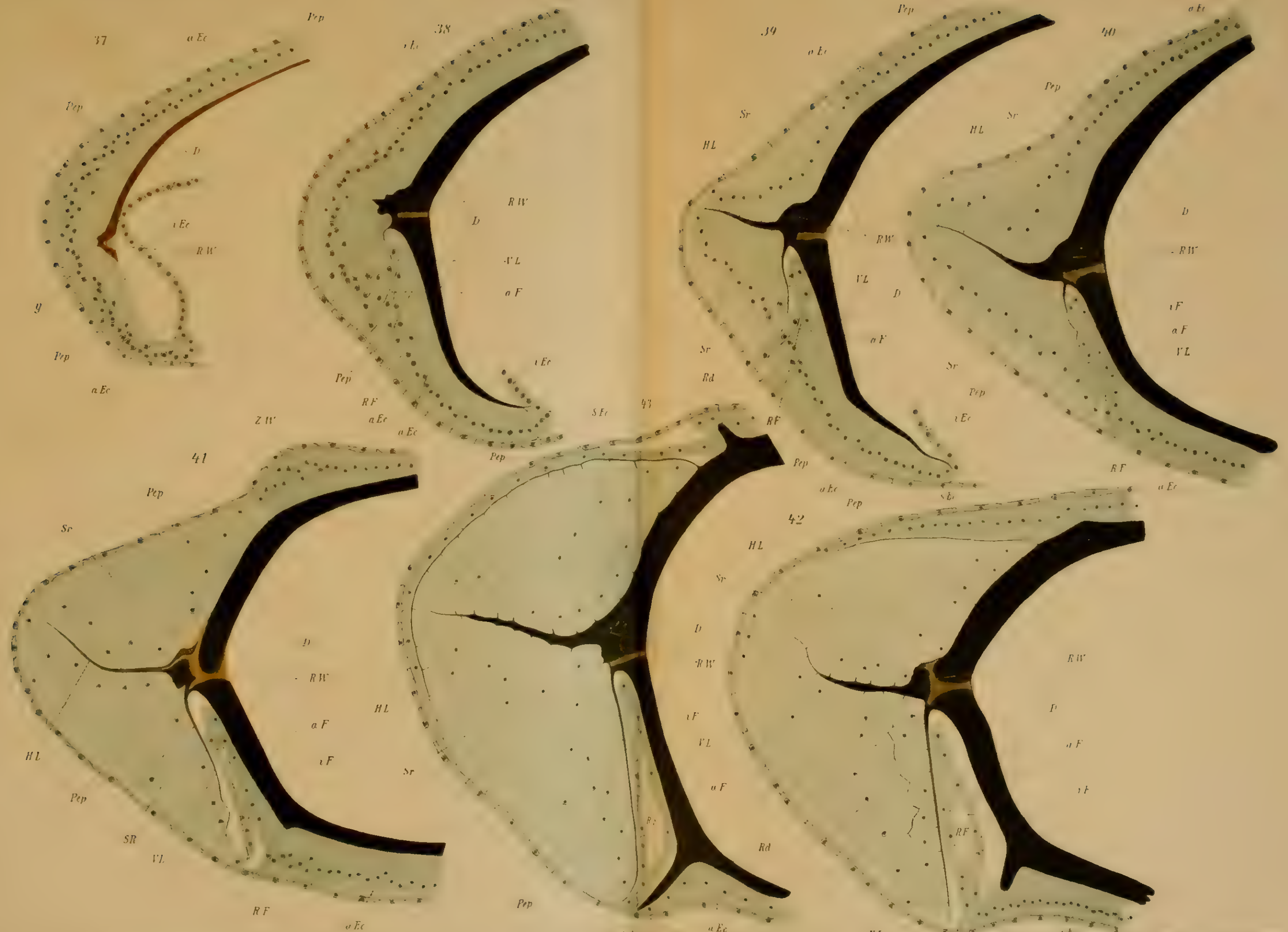


36

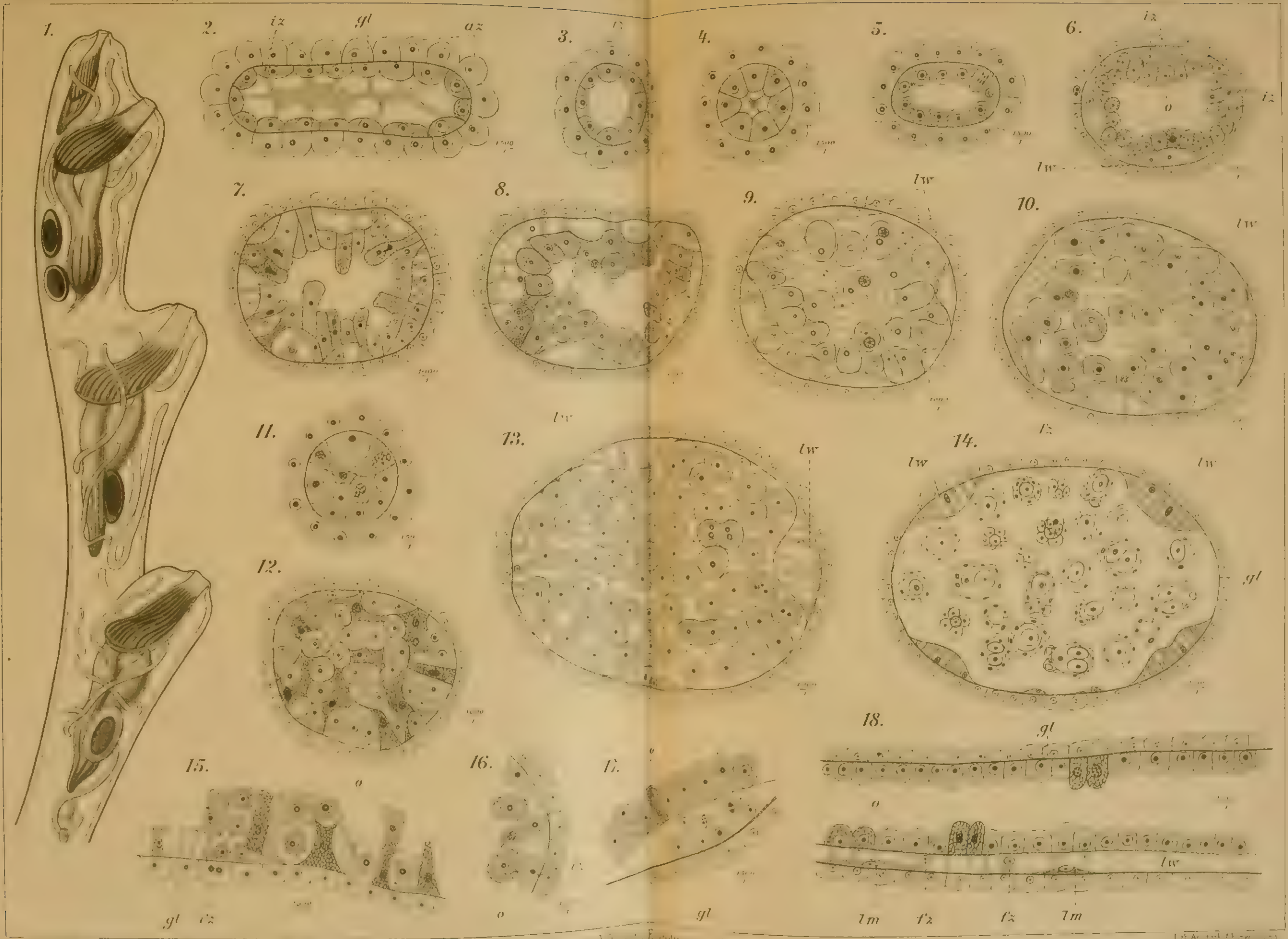

CE
CEp
B
T
StEp
B
F
b
MF
StEp
StEp

37


CE
T
T
Kn
StEp


37
Pep
a Ec
D
i Ec
R W
y
Pep
a Ec
38
i Ec
R W
D
V L
a F
i Ec
Pep
R F
a Ec
a Ec
Z W
39
Pep
a Ec
Sr
H L
R W
V L
D
a F
Sr
Rd
R F
Pep
a Ec
40
a Ec
Pep
Sr
H L
D
R W
i F
a F
V L
Sr
Pep
i Ec
R F
a Ec
Pep
S Ec
41
Pep
Sr
D
R W
a F
H L
i F
Sr
H L
Pep
SR
V L
R F
a Ec
43
S Ec
D
R W
i F
V L
a F
Rd
Pep
a Ec
42
H L
Sr
R W
D
a F
i F
R F
V L
a Ec

Wilhelm Engelmann


1.
2.
iz
gl
az
3.
4.
5.
6.
iz
o
iz
lw
7.
8.
lw
9.
10.
lw
lw
fz
11.
13.
lw
14.
lw
lw
gl
12.
18.
gl
o
15.
o
16.
17.
o
lw
gl
iz
o
gl
lm
fz
fz
lm

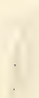
[illegible] Engelmann [illegible]

Lith Anst [illegible]

19.

20.

21.



22.

23.

24.

25.

26.

27.

28.

29.

30.

31.

32.

33.

34.

35.

36.

37.

38.

39.

40.

41.

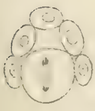
42.

43.

44.

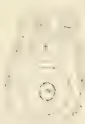
45.

46.



47.

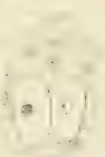
48.



49.

50.

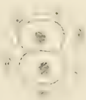
51.



52.

53.

54.



55.

56.

57.

Fig. 1

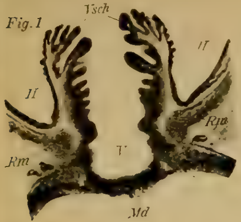

Vsch
H
H
Rm
Rm
V
Md

Fig. 2

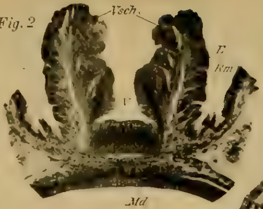

Vsch
E
Rm
V
Md

Fig. 3

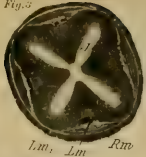


Fig. 4

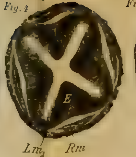


Fig. 5

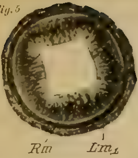


Fig. 6

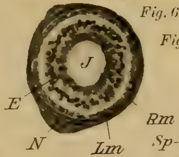


Fig. 7

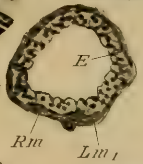


Fig. 8

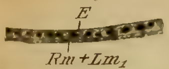


Fig. 9

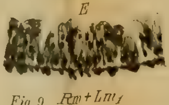


Fig. 10

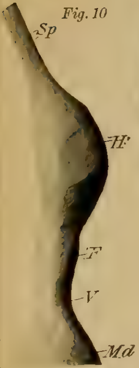


Fig. 11

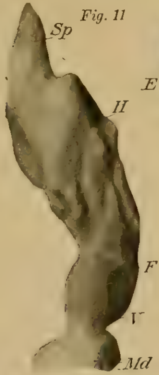


Fig. 12

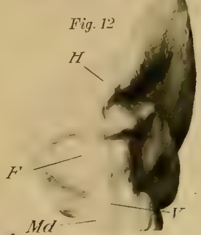


Fig. 13

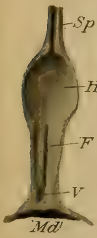


Fig. 14

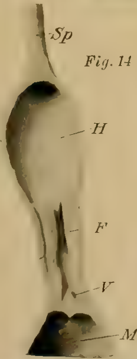


Fig. 15

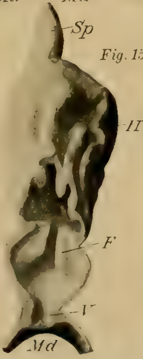


Fig. 16

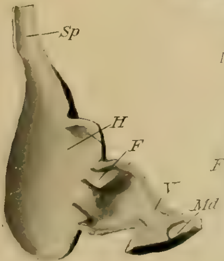


Fig. 17

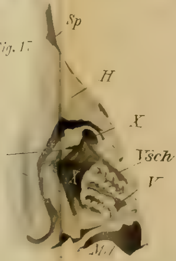

Sp
H
X
F
Vsch
V
X
Md

Fig. 18

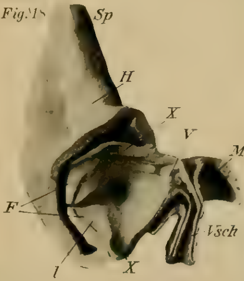

Sp
H
X
V
Md
F
Vsch
l
X

Fig. 19

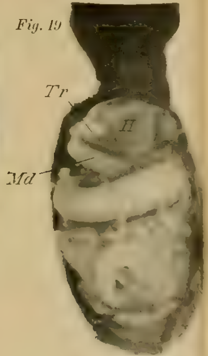


Fig. 20

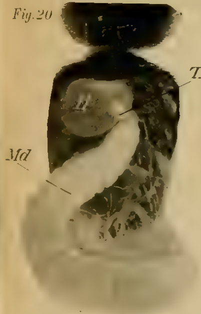


Fig. 21

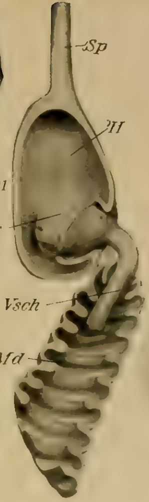

Sp
H
Tr
Vsch
Md

Fig. 22

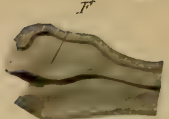


Fig. 23

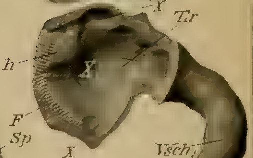

X
Tr
h
X
F
X
$Vsch_1$

Fig. 24

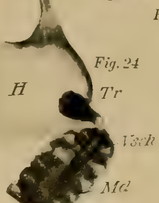

Sp
H
Tr
Vsch
Md

Fig. 25

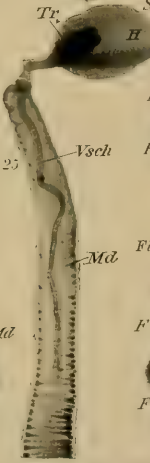

Tr
Sp
H
Vsch
Md

Fig. 26

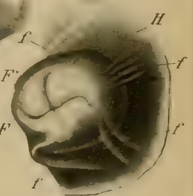
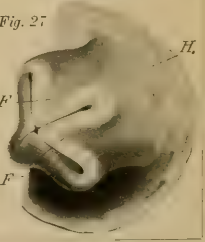


Fig. 27



Metzer gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fig. 28

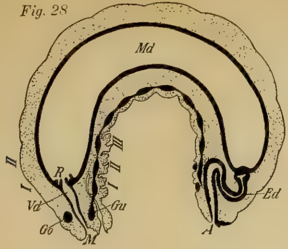

Md
II
I
R
Vd
Go
M
Gu
III
II
I
Ed
A

Fig. 29

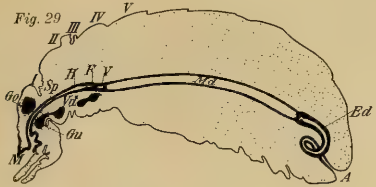

V
IV
III
II
I
Sp
H
F
V
Md
Go
Vd
Gu
M
Ed
A

Fig. 30

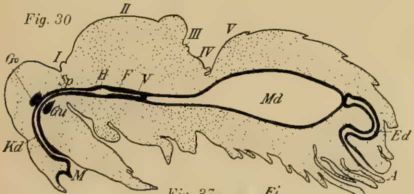

II
III
V
IV
I
Go
Sp
H
F
V
Md
Gu
Kd
M
Ed
A

Fig. 31

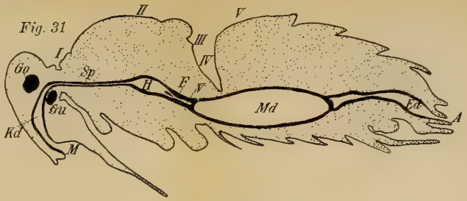

II
V
III
IV
I
Go
Sp
H
F
V
Md
Gu
Kd
M
Ed
A

Fig. 32

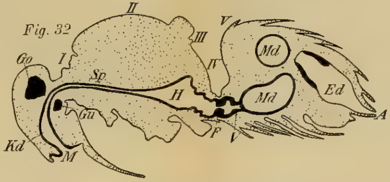

II
V
III
Go
I
Md
IV
Sp
H
Md
Ed
Gu
A
F
V
Kd
M

Fig. 33

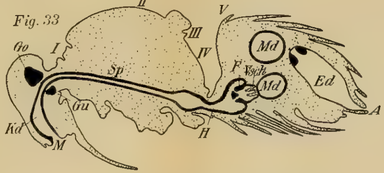

II
V
III
Go
I
IV
Md
Sp
F
Vsch
Md
Ed
Gu
A
Kd
H
M

Fig. 34

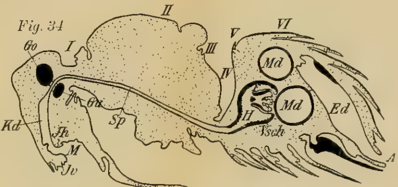

II
VI
V
III
Go
I
IV
Md
Gu
Md
Ed
H
Kd
Sp
Vsch
Jh
M
A
Jv

Fig. 37

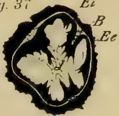


Fig. 35

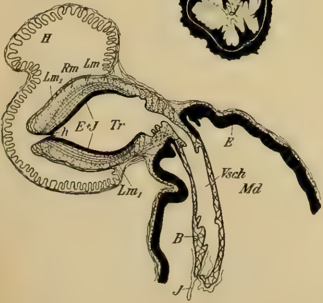

H
Rm
Lm
Lm_1
E+J
Tr
h
E
Lm_1
Vsch
Md
B
J

Fig. 36

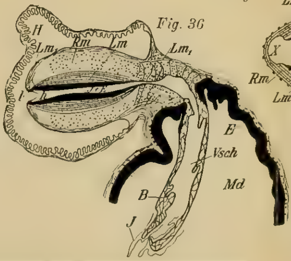

H
Lm_1
Rm
Lm
Lm_1
l
h
E
Vsch
Md
B
J

Fig. 38

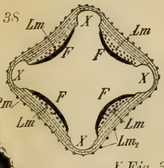

Lm
X
Lm
F
F
X
X
Rm
F
F
Lm
Lm
X
Lm_1

Fig. 39

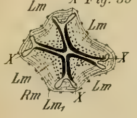

Lm
X
Lm
X
X
Lm
Lm
Rm
X
Lm_1

Fig. 40

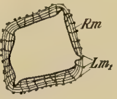
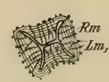


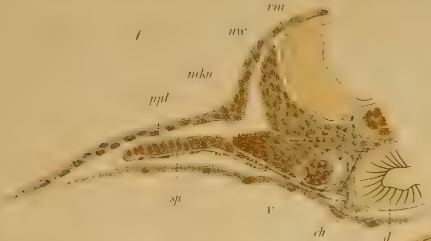
Fig. 41



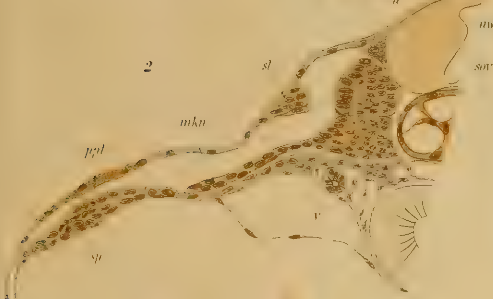
Metzer gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

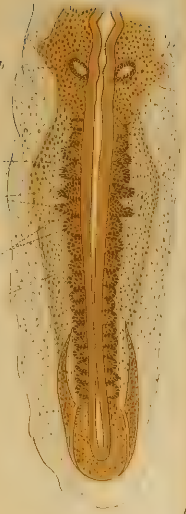
1


rm
mw
mkn
ppl
sp
v
ch
d

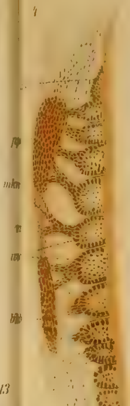
2


sl
mkn
ppl
v
sp

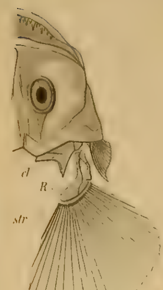
3


glhb
sov
mkn
mw
sov

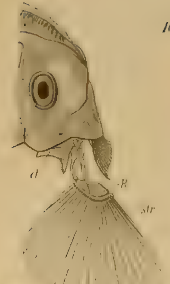
4



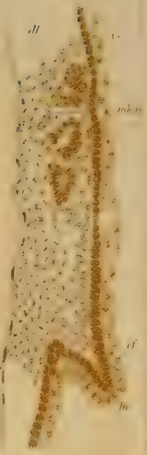
11



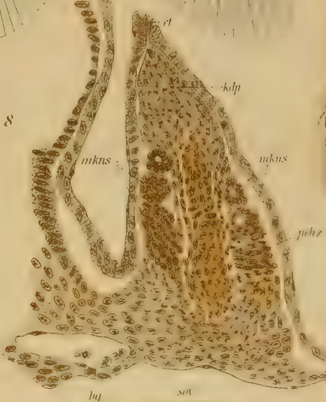
12



10

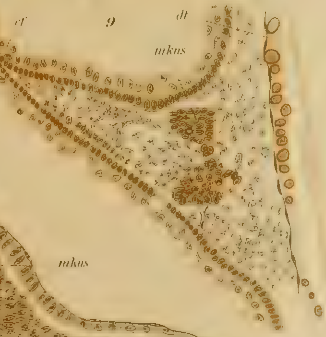

dt
mkns
cf
hc

8

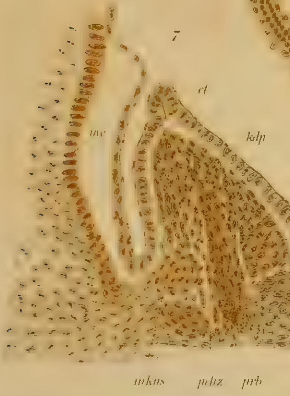

ct
kdp
mkns
mkns
pchz
hg
sov

13

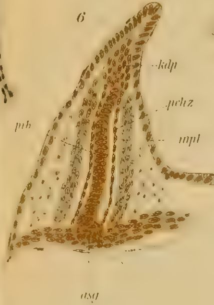
9



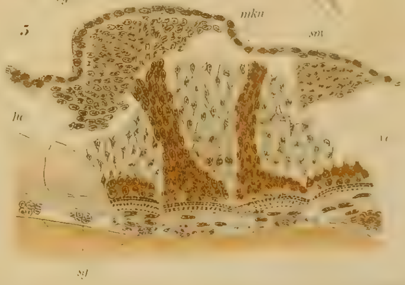
7

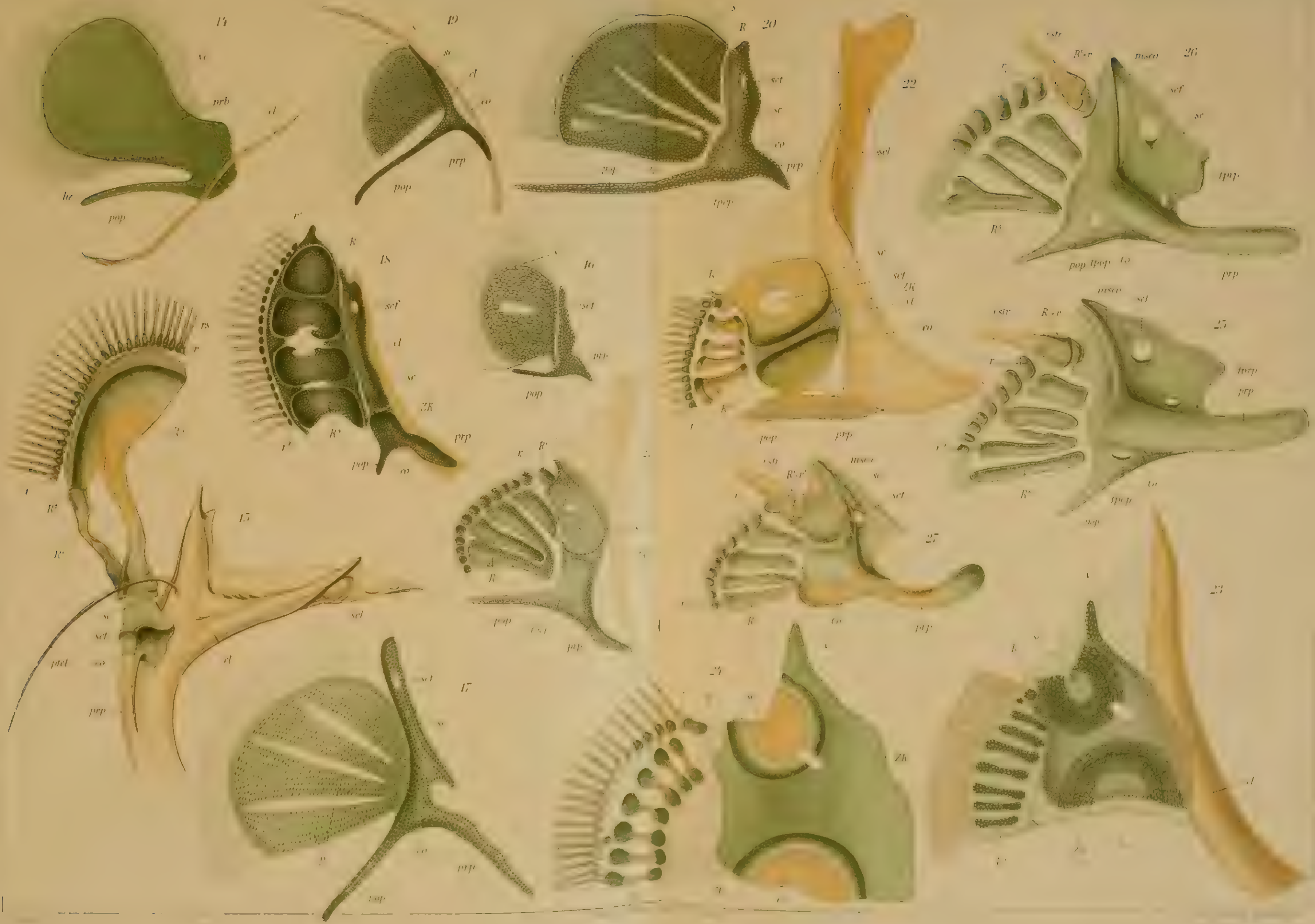

ct
mw
kdp
mkns
mkns
pdhz
prb

6

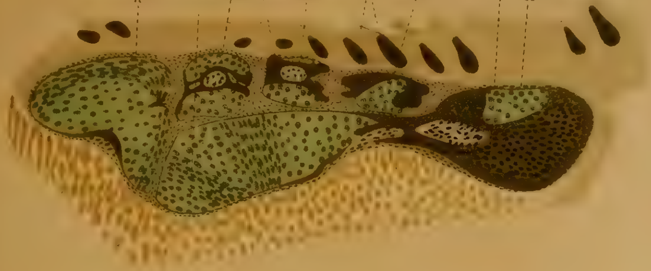

kdp
pchz
mpl
prb
asg

5

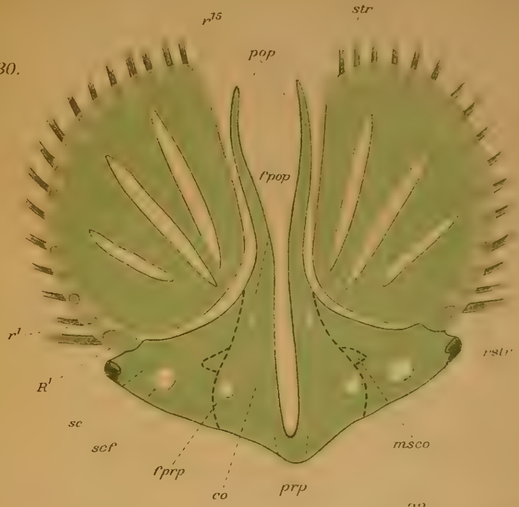

mkn
sm
hc
vc
sg


14
sc
prb
d
hc
pop
19
sc
d
co
prp
pop
R 20
sct
sc
co
prp
tpcp
22
sct
sc
sct
ZK
d
co
k
pop
prp
26
r'str
R'-r
msco
sct
sc
tpcp
R'
pop
tpcp
co
prp
rs
r
R'
R'
15
sc
sct
ptcl
co
prp
sct
d
R
18
sct
d
sc
ZK
R'
prp
pop
co
16
sct
prp
pop
R'
d
R
pop
prp
msco
sct
r'str
R-r
25
tcrp
prp
R'
co
tpcp
r'str
R'-r'
msco
sc
sct
27
R
co
prp
17
sct
sc
co
prp
pop
24
sc
Zk
23
d

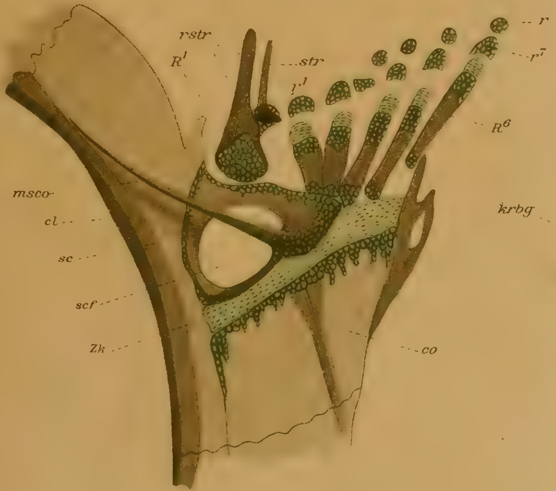
28.


R^5
nl
R^4
sc
R^3
str
R^2
sc
R^1

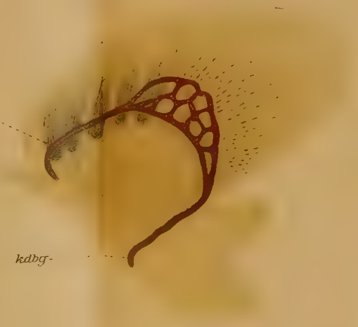
30.


r^{15}
str
pop
fpop
r^1
rstr
R^1
sc
scf
fprp
co
prp
msco

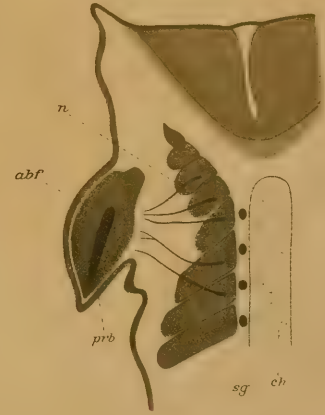
31.

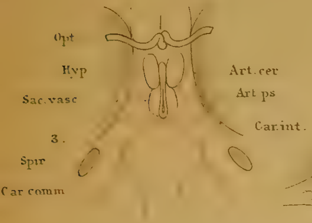

rstr
R^1
str
r^1
r
r^7
R^6
msco
cl
sc
scf
Zk
co

29.

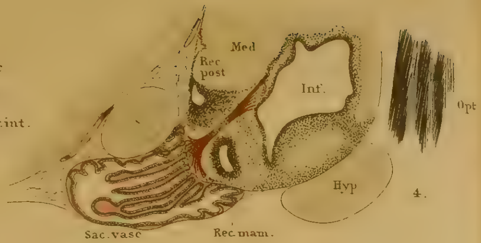

krbg
kdbg

32.

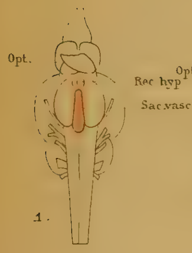

n
abf
prb
sg
ch


Opt
Hyp
Sac.vasc
Art.cer
Art ps
Car.int.
Spir
Car comm

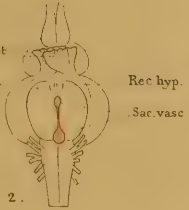
3.


Med
Rec post
Inf.
Opt
Hyp
Sac.vasc
Rec.mam.

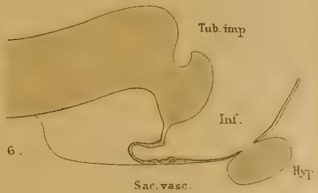
4.


Opt.
Rec hyp
Sac.vasc

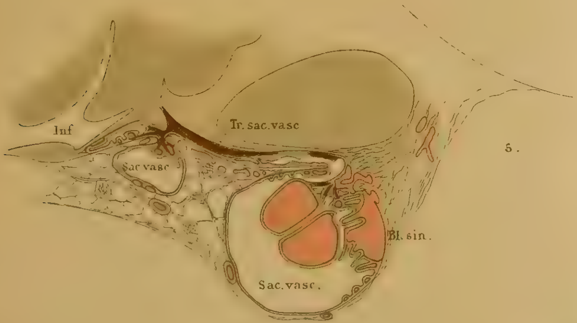
1.


Opt
Rec hyp.
Sac.vasc

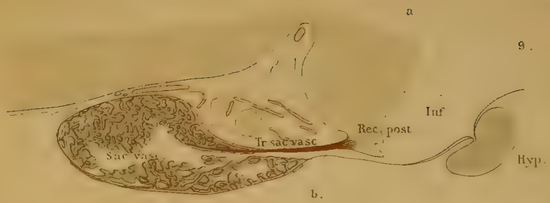
2.


Tub.imp
Inf.
Hyp
Sac.vasc.

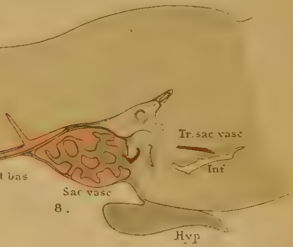
6.


Inf
Tr.sac.vasc
Sac.vasc
Bl.sin.
Sac.vasc.

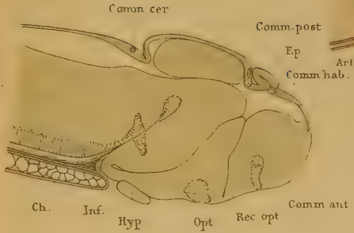
5.


a
Inf
Rec.post
Tr.sac.vasc
Sac.vasc
Hyp.
b.

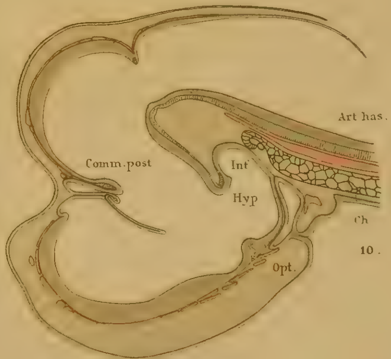
9.


Tr.sac.vasc
Inf
Art bas
Sac.vasc
Hyp

8.


Comm cer
Comm.post
Ep
Comm hab.
Ch.
Inf.
Hyp
Opt
Rec opt
Comm ant

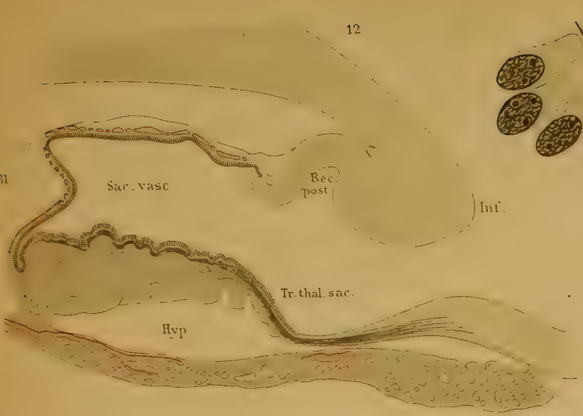
7.

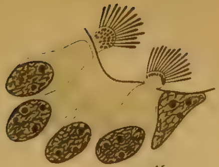

Art bas.
Comm.post
Inf
Hyp
Ch
Opt.

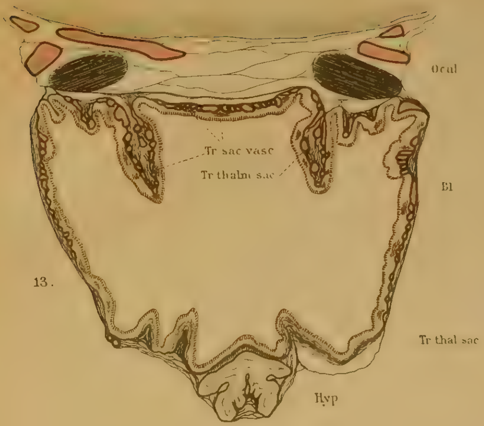
10.

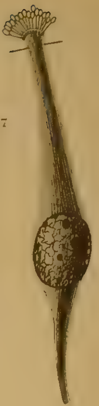
Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig.

12

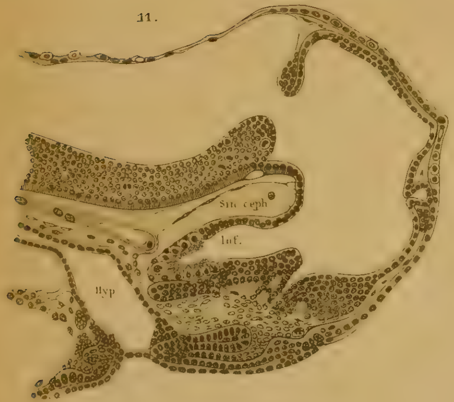

Bl
Sac. vasc
Rec. post
Inf.
Tr. thal. sac.
Hyp

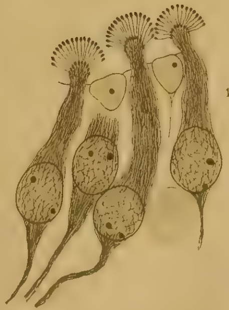



Ocul
Tr sac vasc
Tr thalm sac
Bl
13.
Tr thal sac
Hyp

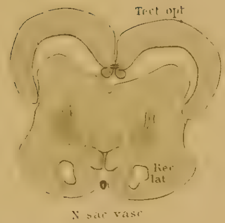


11.


Sin ceph
Inf.
Hyp

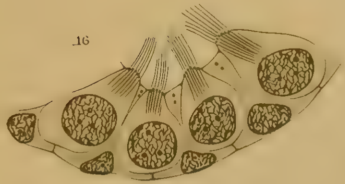


18 a


Tect opt
Rec lat
N sac vasc

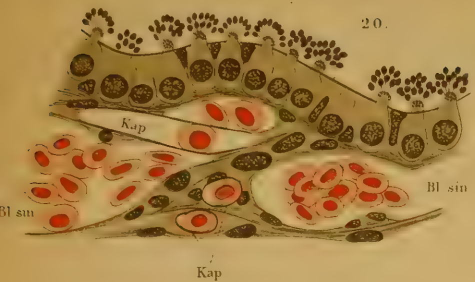
18 b

16



Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig.

20.

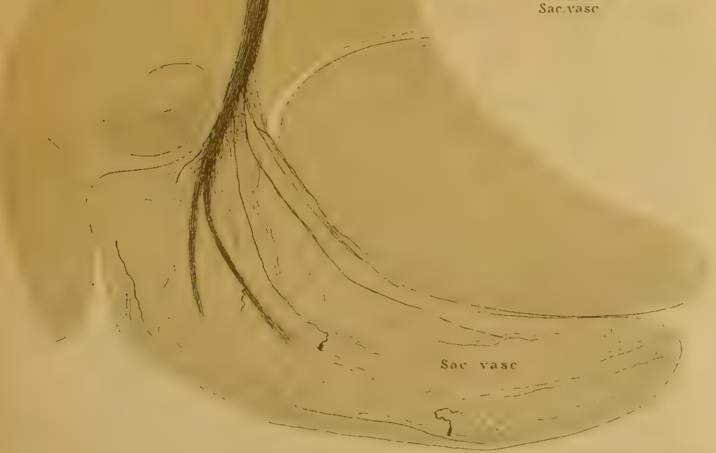

Kap
Bl sin
Bl sin
Kap

22.

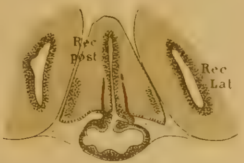
21

23

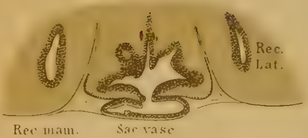
24.


Tr sac vasc
Sac vasc

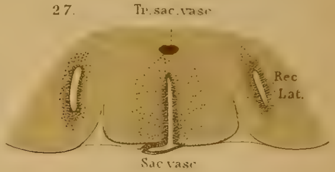
25.


Rec post
Rec Lat
Sac.vasc

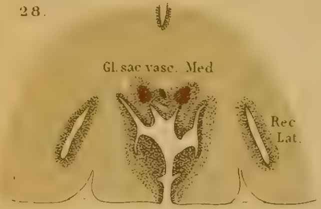
26.


Rec. Lat.
Rec mam.
Sac vasc

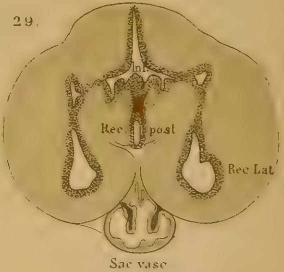
27.


Tr. sac. vasc
Rec Lat.
Sac vasc

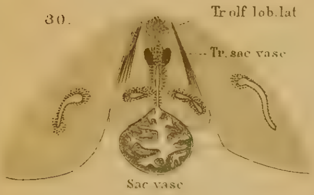
28.


Gl. sac vasc. Med
Rec Lat.

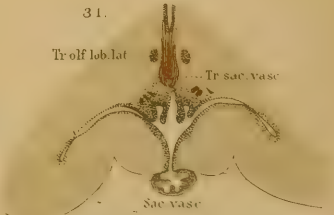
29.


Inf.
Rec. post
Rec Lat
Sac vasc

30.


Tr olf lob.lat
Tr. sac vasc
Sac vasc

31.

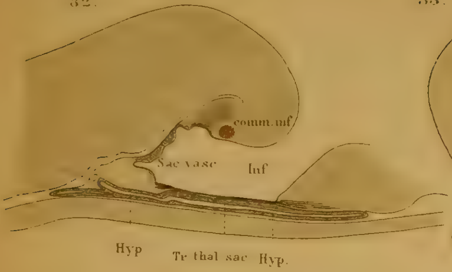

Tr olf lob.lat
Tr sac. vasc
Sac vasc

Autor del.

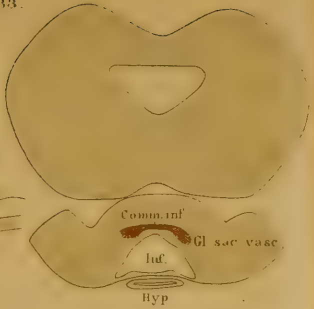
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fa F. W. M. Frar impr.

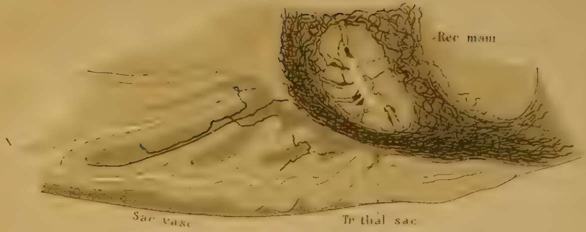
32.


comm. inf.
Sac vasc
Inf
Hyp
Tr thal sac
Hyp.

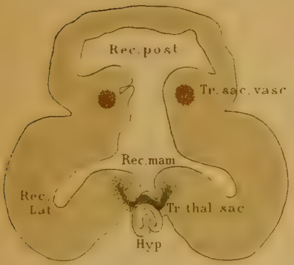
33.


Comm. inf
Gl sac vasc
Inf.
Hyp

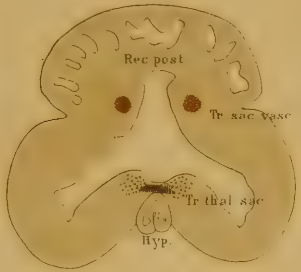
36


Rec mam
Sac vasc
Tr thal sac

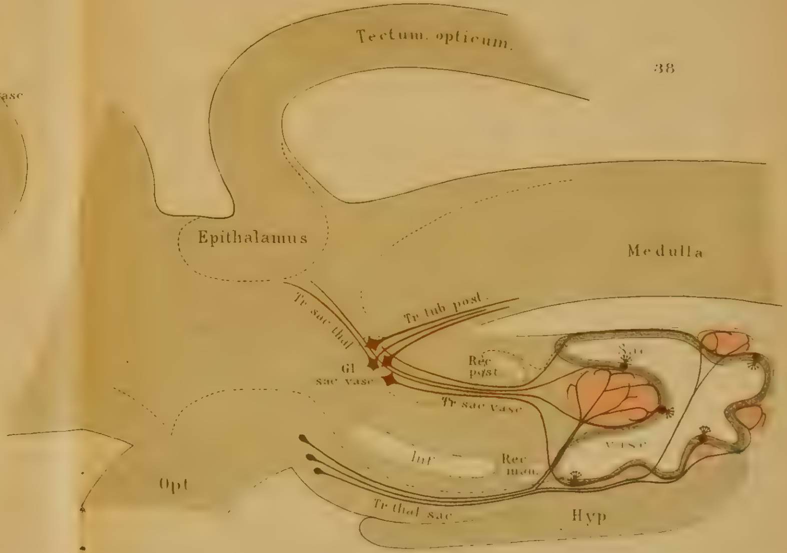
34


Rec. post
Tr. sac. vasc
Rec. mam
Rec. Lat
Tr thal sac
Hyp

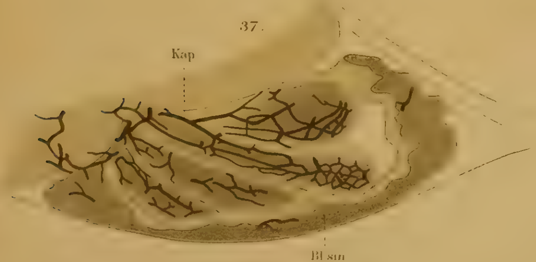
35.


Rec post
Tr sac vasc
Tr thal sac
Hyp.

38


Tectum. opticum.
Epithalamus
Medulla
Tr sac thal
Tr tub post.
Gl sac vasc
Rec post
Sac
Tr sac vasc
Vasc
Inf
Rec mam.
Opt
Tr thal sac
Hyp

37.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Serials
5 WHSE 01445

18